# Über die Entwicklung von Cypris incongruens.

---

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der hohen naturwissenschaftlich-mathematischen Fakultät

der Albert-Ludwig-Universität zu Freiburg i. Br.

vorgelegt von

Kurt Müller-Calé
aus Groß-Lichterfelde.

---

Freiburg i. Br. 1913.

# Über die Entwicklung von Cypris incongruens.

---

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der hohen naturwissenschaftlich-mathematischen Fakultät

der Albert-Ludwig-Universität zu Freiburg i. Br.

ACAD.
LUGD.BAT.
BIBL.

vorgelegt von

Kurt Müller-Calé
aus Groß-Lichterfelde.

---

Freiburg i. Br. 1913.

Dekan: Geh. Hofrat Prof. Dr. Stickelberger.

Referent: Prof. Dr. Doflein.

Abdruck
aus den
Zoologischen Jahrbüchern. Bd. 36. Abt. f. Anatomie. 1913.
Herausgegeben von Prof. Dr. J. W. Spengel in Gießen.
Verlag von Gustav Fischer, Jena.

*Nachdruck verboten.*
*Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Inhaltsübersicht.

Einleitung.
Material.
Technisches.
I. Eireifung.
II. Embryonalentwicklung.
1. Furchung.
Erster Teilungsschritt (1—2-Zellenstadium).
Zweiter Teilungsschritt (2—4-Zellenstadium).
Dritter Teilungsschritt (4—8-Zellenstadium).
Vierter Teilungsschritt (8—16-Zellenstadium).
Fünfter Teilungsschritt (16—32-Zellenstadium).
Sechster Teilungsschritt (32—64-Zellenstadium).
Siebenter Teilungsschritt (64—128-Zellenstadium).
2. Gastrulation (Bildung des primären Entoderms).
3. Periode der Zellvermehrung im primären Entoderm.
4. Sonderung der Organanlagen.
III. Schicksal der Richtungskörper.
IV. Anhang. Bemerkungen über Pilzinfektion.
Zusammenfassung der Ergebnisse und vergleichende Betrachtungen.

## Einleitung.

Durch zahlreiche Arbeiten haben wir eine recht eingehende Kenntnis von der Entwicklungsgeschichte verschiedener Entomostrakengruppen. Nur über die dem Naupliusstadium vorangehende Entwicklung der Ostracoden liegen sehr wenige Untersuchungen vor. Wir sind hier lediglich auf die vor 14 Jahren veröffentlichten Mitteilungen von WOLTERECK (1898) angewiesen, die keinen Vergleich mit den heute über die Furchung anderer Entomostraken bekannten Tatsachen zulassen. Aus diesem Grunde erschien eine eingehende Neuuntersuchung wohl wünschenswert. Besonders wichtig war es festzustellen, ob es sich bei den Ostracoden um eine determinierte oder nicht determinierte Entwicklung handelt und ob es möglich ist, eine Keimbahn nachzuweisen, wie dies bei einer Anzahl anderer Entomostraken gelang.

KÜHN (1912) ist der Ansicht, daß die mehr oder minder ausgesprochen determinative Entwicklung des Entomostrakeneies im Allgemeinen in enger Beziehung zu seinem Dotterreichtum und der Dotterverteilung steht. So finden sich bei den Cladoceren alle Übergänge von sehr dotterarmen Eiern bis zu solchen, die äußerst reich an Dotter sind. Bei 2 Formen, die dem ersten Typus angehören, bei *Moina* und *Polyphemus*, kennen wir nun determinative Entwicklung. GROBBEN (1879) fand bereits in der Blastophäre von *Moina* alle 3 Keimblätter, die Anlage der Keimdrüse und der Scheitelplatte differenziert. Ebenso gelang es KÜHN (1911 u. 1912) bei *Polyphemus* nachzuweisen, daß in der Blastula schon auf dem 118-Zellenstadium das Material für die 3 Keimblätter und die Genitalanlage völlig gesondert ist. Alle Angaben über andere Phyllopodenformen, die dotterreiche Eier besitzen, lauten auf nicht determinative Entwicklung, bei der von einer ziemlich umfangreichen ventralen „Blastozone" aus eine Immigration zahlreicher Zellen zur Bildung des „unteren Blattes" stattfindet, aus dem sich dann Entoderm, Mesoderm und bei den meisten Formen auch Urkeimzellen differenzieren. Doch zeigte VOLLMER (1912), daß bei den sehr dotterreichen Dauereiern von *Daphnia* wenigstens die Genitalzellen schon frühzeitig, noch vor der Bildung des unteren Blattes, gesondert auftreten. Determinierte Furchung finden wir, wie zuerst GROBBEN bei *Cetochilus* (1881) zeigte, bei einigen Copepoden. Auch hier schließt die Furchung mit einer aus wenigen Zellen bestehenden Blastula ab; Entoderm, Mesoderm und Keimzellen lassen sich auf bestimmte Blastomeren zurückführen.

Wie Haecker (1897) und dann Amma (1911) für Cyclopiden nachwies, läßt sich die Keimbahn bis zur ersten Furchungsteilung zurückverfolgen. Daß auch bei den dotterreichen Eiern der Cirripedien eine frühzeitige Sonderung der 3 Keimblätter eintritt, lehrt die Arbeit von Bigelow (1902) über *Lepas*. Hier ist die Furchung total und inäqual; die Gastrulation vollzieht sich durch Epibolie, indem eine große dotterreiche Entodermzelle, welche sich erst später weiter teilt, von der Micromerenkappe überwachsen wird.

So war denn auch bei den Ostracoden trotz des großen Dotterreichtums ihrer Eier die Möglichkeit einer determinierten Furchung von vornherein nicht von der Hand zu weisen, zumal manche Beobachtungen von Woltereck dafür zu sprechen schienen. Woltereck (1898) sieht in dem gesetzmäßigen Auftreten von Phasendifferenzen in der Entwicklung analoge Erscheinungen wie bei Copepoden und glaubt auch hier an das frühzeitige Auftreten von Urkeimzellen.

Zweck dieser Arbeit ist es, diese Angaben nachzuprüfen und zu versuchen, die Furchung und die Keimblätterbildung der Ostracoden zu diesen Bildungsvorgängen bei anderen Entomostraken in Beziehung zu bringen.

An dieser Stelle möchte ich nicht versäumen, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Geheimrat Weismann für das Interesse zu danken, mit dem er meine Arbeit verfolgte, auch dafür, daß er mir seine wertvollen Kulturen von *Cypris reptans* zur Verfügung stellte. Zu großem Dank verpflichtet bin ich ferner Herrn Prof. Dr. Doflein für seine vielen Ratschläge und seine stets gleichbleibende Anteilnahme. Ferner möchte ich mir auch gestatten, Herrn Prof. Dr. Schleip, der mich häufig mit seinem wertvollen Rat unterstützte, meinen herzlichsten Dank zu sagen. Besonderen Dank schulde ich Herrn Privatdozent Dr. Kühn, der mir die Anregung zu dieser Arbeit gab und mir ebenso liebenswürdig wie unermüdlich helfend und ratend zur Seite stand.

## Material.

Das Material wurde aus den Altwässern des Rheins bei Breisach Ende Juli 1911 gesammelt.

Zur Untersuchung benutzte ich *Notodromas* (*Cypris*) *monacha*, *Cypris incongruens*, *Cypris serrata* und *Cypris reptans*. Ich hielt diese Formen den ganzen Winter und den darauf folgenden Sommer hindurch in Aquarien. Ernährt wurden die Tiere durch Stückchen von gekochten Kartoffeln. *Cypris reptans* ist eine Form, die außerordent-

lich anspruchslos und widerstandsfähig ist. Sie war ständig in großer Individuenzahl vorhanden. Bei *Notodromas monacha* und *Cypris incongruens* beobachtete ich, daß die Kolonien 1—2 Monate in großer Individuenzahl die Aquarien bevölkerten, um dann abzusterben und völlig zu verschwinden. Nach etwa 1 Monat traten sie dann wieder in größeren Mengen auf. So wechseln Perioden hoher Individuenzahl ziemlich regelmäßig mit solchen, wo überhaupt keine Tiere mehr vorhanden sind. Es scheint sich hier um zyklische Vorgänge zu handeln. Ob diese von äußeren oder inneren Bedingungen abhängen, bliebe zu untersuchen.

Für die vorliegende Arbeit eigneten sich besonders die Eier von *Cypris incongruens*, die in großen Paketen auf der Unterseite von Lemmablättchen abgelegt werden. Daher benutzte ich diese Art fast ausschließlich zur Untersuchung. Die Eier von *Cypris incongruens*, soweit ich sie untersuchte, erwiesen sich stets als parthenogenetisch.

## Technisches.

1. Fixierung und Vorbehandlung. Die Eipakete von *Cypris incongruens* wurden fixiert, wenn sie 5, 10, 20, 30 und 60 Tage alt waren. Als Fixierungsflüssigkeit verwandte ich das Sublimat-Eisessiggemisch nach GILSON-PETRUNKEWITSCH, das vorher bis zum Sieden erhitzt wurde. Hierin beließ ich die Eier 4—5 Stunden. Zur Kontrolle wurde auch mit Sublimatalkohol fixiert. Vorteilhaft zeigte sich eine 2—3tägige Vorbehandlung mit salzsaurem Alkohol, in dem Pepsin gelöst war, um den sonst schwer schneidbaren Dotter zu korrodieren.

2. Einbettung. Nach mannigfachen Versuchen mit anderen Methoden erwies sich als einzig geeignete die Kollodium-Cedernholzöl-Methode, die seit einigen Jahren im hiesigen anatomischen Institut bei der embryologischen Technik eingeführt worden ist.

a) Aus Alkohol 96 % kommen die Objekte in ein Gemisch von

b) Alk. 96 + Kollodium (pharmazeutische Lösung 4 %) im Verhältnis 2 : 1 auf 5—7 Tage; dann

c) in eine Mischung von Cedernholzöl + Chloroform 1 : 1 auf 2 bis 3 Tage;

d) hierauf Einbettung in Paraffin 42 auf $^1/_2$ Stunde;

e) schließlich in Paraffin 48 auf 2—3 Stunden.

Es empfiehlt sich beim Überführen in das Cedernholzöl-Gemisch im Interesse der besseren Schneidbarkeit nur eine möglichst dünne

Kollodiumschicht am Objekt zu belassen. Aus demselben Grunde wählte ich selbst in den heißeren Sommermonaten Paraffin 48 zum Einbetten.

Bei dieser Methode erhielt ich einwandfreie Schnitte, die sonst besonders in den ersten Furchungsstadien nur schwer zu bekommen sind; denn die dotterreichen Eier reißen leicht infolge ihrer Sprödigkeit. Die Schnittdicke betrug 7,5 $\mu$ und 10 $\mu$.

3. Färbung. Auch hier erwies sich der Dotterreichtum äußerst hinderlich; denn der Dotter wird durch alle Kernfarbstoffe mitgefärbt. Ich benutzte hauptsächlich Delafield'sches Hämatoxylin und Eosin. Daneben ergab auch häufig die Doppelfärbung Boraxkarmin-Bleu de Lyon schöne, klare Bilder. Ferner benutzte ich einigemale Eisenhämatoxylin, entweder allein oder mit Lichtgrün. Hierbei erschien es nötig, statt mit Eisenalaun mit salzsaurem Alkohol zu differenzieren, weil es sonst nicht möglich war, den Dotter hinreichend zu entfärben (Tretjakoff 1903 bei *Ascaris*). Schon Schleip (1908) bemerkt, daß bei der Behandlung nach Heidenhain die Dotterschollen des Ostracodeneies stets so stark gefärbt blieben, daß kein einwandfreies Resultat zu erzielen war.

## I. Eireifung.

Die Vorgänge der Eireifung bei Ostracoden wurden von Woltereck (1898) und später von Schleip (1908) untersucht, und zwar behandelte Woltereck ausschließlich, Schleip neben bisexuellen Formen die parthenogetischen Eier von *Cypris incongruens*. Indes ist beiden Verfassern eine Beobachtung entgangen, die mir von allgemeinem Interesse zu sein scheint. Es handelt sich um das Schicksal der Eicentrosomen bei Eiern, die sich parthenogenetisch entwickeln. Es wurde in mehreren Arbeiten nachgewiesen, daß die Centrosomen bei befruchtungsbedürftigen Eiern verschiedener Tierarten entweder schon während der Reifung nicht mehr nachzuweisen sind oder am Ende ihres Verlaufes degenerieren (z. B. Mac Farland, 1897). Die Centrosomen, die die Pole der 1. Furchungsspindel bilden, stammen ausschließlich aus dem Spermatozoon.

In den Richtungsspindeln parthenogenetischer Eier hat man noch nie deutliche Centrosomen beobachten können. Auch Sphäre und Polstrahlung fehlt wohl regelmäßig. Über das Schicksal des Eicentrosoms ließ sich nichts ermitteln; nur Petrunkewitsch (1902), der die Reifung der parthenogenetischen Eier von *Artemia salina* beschrieben hat, konnte es weiter verfolgen. Hier löst sich das Ei-

centrosom, das eine Strahlung ausgebildet hat, vom Keimbläschen los und wandert ins Eiinnere. Dort verharrt es während der Richtungsteilung. Nach Abschnürung des 1. Richtungskörpers rundet sich der Eikern ab und wandert gegen das Centrosom zu in die Eimitte. Wenn er hier angelangt ist, teilt sich das Centrosom, und die Tochtercentrosome stellen sich an die Pole der 1. Furchungsspindel. Somit stammen nach PETRUNKEWITSCH die Centrosomen der 1. Furchungsspindel von dem Eicentrosom ab und sind keine Neubildung.

FRIES (1909), der ebenfalls *Artemia* untersuchte, gibt an, daß er eine Wanderung des Eicentrosoms bzw. einer Sphäre nach dem Eizentrum nie beobachtet hat und kann nicht angeben, woher die Furchungszentren stammen. Da auch der kurzen Mitteilung von PETRUNKEWITSCH eine ausführliche Arbeit nicht folgte, konnte das von ihm beschriebene Verhalten als wenig gesichert gelten, fand auch kaum in der cytologischen Literatur Erwähnung.

Indes konnte ich Vorgänge bei der Eireifung von *Cypris incongruens* feststellen, die den von PETRUNKEWITSCH bei *Artemia* beobachteten gleichen. Somit glaube ich, daß auch seine Angaben richtig sind.

Das frisch abgelegte Ei hat die Gestalt eines Rotationsellipsoids, dessen Achsen im Verhältnis 4 : 3 stehen. Seine Längsachse mißt etwa 0,1—0,12 mm, seine Querachse 0,075 mm.

Bei der Färbung mit Boraxkarmin-Bleu de Lyon sieht man das ganze Ei durchzogen von einem netzartigen Gerüstwerk von zarten Plasmafäden, die nach allen Seiten hin ausstrahlen. Der Eikern befindet sich innerhalb einer größeren Plasmaansammlung, die etwa im Zentrum des Eies in diesem Gerüstwerk aufgehängt ist. Die Eier sind sehr dotterreich. In das außerordentlich dichte Netz der Plasmafäden sind die runden Dotterschollen eingebettet, die eine gleichmäßige Größe und Beschaffenheit aufweisen. Die Eioberfläche ist von einem dünnen Keimhautblastem überzogen. In das zähflüssige Hyaloplasma sind zahlreiche Granula (Plasmamicrosomen) eingelagert (s. Fig. 18).

Meist hat der Kern bei der Ablage des Eies bereits ein amöboides Aussehen. In einzelnen Fällen ist jedoch die Kernmembran noch erhalten (Fig. 1 u. 2). Fig. 3 zeigt uns den Kern eines solchen Eies mit Nucleolus und 12 Chromosomen. Die Eiablage scheint nicht zu einem ganz bestimmt fixierten Zeitpunkte der Entwicklung vor sich zu gehen. Die Bildung der Richtungsspindel kann nach SCHLEIP (1908) bereits innerhalb des Eileiters stattfinden. Andererseits kann

ich feststellen, daß der letzte Teil der während der Wachstumsperiode stattfindenden Umbildungen noch im schon abgelegten Ei sich vollziehen kann.

Schleip beschreibt die Umbildung des Chromatins während der Wachstumsperiode bei verschiedenen Ostracodenarten. Auch bei *Cypris incongruens* kann man entsprechende Umbildungen verfolgen. Die Chromosomen bleiben immer erhalten, wenngleich sie ihre Gestalt und Größe verändern. Diese Veränderungen müssen wohl im Zusammenhang stehen mit den zu dieser Zeit wahrscheinlich besonders lebhaften Stoffwechselvorgängen, die sich zwischen Kern und Zelle abspielen (Fig. 4–7). Die Seriierung dieser Stadien ist veranlaßt durch den Vergleich mit den übrigen Vorgängen während der Eireifung und besonders durch die entsprechende Anordnung in Schleip's ausführlicher Arbeit (1908). Das Chromatin lockert sich auf und nimmt allmählich die Gestalt von schwach färbbaren gebogenen Strängen an (Fig. 5). Hierauf tritt wieder eine Kondensation des Chromatins zu stark färbbaren dicken Strängen mit rauher zackiger Oberfläche ein (Fig. 6). Diese Chromatinstränge bilden sich dann in die Chromosomen der Richtungsspindel um. In Fig. 7 lassen sich 24 einzelne kugelförmige Chromosomen zählen, die paarweise zusammenliegen und höchstwahrscheinlich durch Längsspaltung aus den 12 somatischen Chromosomen hervorgegangen sind. 12 stellt die somatische Normalzahl der Chromosomen dar, wie sich aus allen späteren Teilungen der Embryonalzellen ergibt (vgl. Fig. 19).

Der Nucleolus, der ursprünglich kompakt war, nimmt ein vacuolisiertes Aussehen an und löst sich allmählich auf. Während sich der Hauptnucleolus verkleinert, treten viele kleine Nebennucleoli auf (Fig. 6). Haupt- und Nebennucleoli färben sich verschieden, erstere stark, letztere weisen einen grauen Ton auf. Sie haben die Gestalt von Tröpfchen und sind ebenfalls vacuolisiert. Wenn die Chromosomen der Richtungsspindel gebildet sind, ist die Auflösung bereits vollendet. Die einzelnen Tropfen scheinen an der Kernperipherie miteinander zu verfließen. Das Kernplasma erhält an diesen Stellen ein etwas dunkler tingiertes, stark vacuolisiertes Aussehen (Fig. 7).

Während der Eikern immer mehr amöboide Gestalt annimmt, fließt das Plasma des Gerüstwerkes der Eizelle an einzelnen Knotenpunkten zu kleinen Inseln zusammen, die stark färbbar sind und in diesem Stadium stets auffällig in Erscheinung treten (Fig. 2 und Fig. 17). Es scheint sich hier um einen bestimmten Stoffwechselvorgang zu handeln, der regelmäßig in diesem Stadium der Eireifung

auftritt. In späteren Stadien ist eine derartige Kontraktion des Plasmas zu vielen kleinen Inseln nie zu beobachten. Bei Boraxkarminfärbung sind die Chromosomen nur schwach sichtbar, weil sich die Microsomen des Plasmas sehr stark färben (Fig. 17). Bei Hämatoxylinfärbung treten sie jedoch deutlich sichtbar hervor. Späterhin verschwinden die eben beschriebenen Plasmainseln wieder, und das Gerüstwerk nimmt seine frühere wabige Struktur wieder an, wie in Fig. 18. Von dem amöboiden Eikern lösen sich nacheinander 2 Plasmainseln ab, die eine deutliche Strahlung aufweisen (Fig. 8). Durch den weiteren Entwicklungsverlauf wird erwiesen, daß wir es hier mit 2 Teilungszentren zu tun haben, die vom Ovocytenkern wegwandern. Im Gegensatz zu *Artemia* hat sich hier offenbar das Centriol bereits vor der Loslösung vom Eikern in 2 Centriolen geteilt, die dann getrennt voneinander beide einen selbständigen Plasmabezirk beherrschen. Centriolenartige Körnchen konnte ich allerdings bei der Färbung mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin nur ausnahmsweise darstellen (Fig. 11, 12, 14). Bei der Färbung nach HEIDENHAIN, die ich mehrfach versuchte, blieben die Dotterschollen so stark gefärbt, daß ich kein einwandfreies Resultat erhielt. Die wahrscheinlich unter dem Einfluß des Centriols entstandenen Strahlungen bilden sich später zurück, und wir haben dann 2 Plasmainseln vor uns, die im Gerüstwerk der Plasmafäden aufgehängt sind. Die Lage der beiden Plasmainseln im Eiinnern und ihr gegenseitiges Lageverhältnis kann ein sehr verschiedenes sein, wie die folgenden Abbildungen beweisen. Der amöboide Eikern wandert der Eioberfläche zu (Fig. 9) und wandelt sich dort in die Richtungsspindel um. Er gelangt schließlich stets an eine Längsseite des ovalen Eies, niemals habe ich den Richtungskörper an der Spitze oder in der Nähe der Spitze, sondern immer annähernd in der Mitte einer Längsseite getroffen. Die Chromosomen ordnen sich zur Äquatorialplatte um; aus einer ursprünglich vielpoligen Spindel entsteht eine zweipolige. Centrosomen- oder Sphärenbildung konnte ich hierbei ebensowenig beobachten wie SCHLEIP (1908) und WOLTERECK (1898). Die Richtungsspindel stellt sich nunmehr radial zur Eioberfläche ein. Fig. 10 und Fig. 18 zeigen die Richtungsspindel in Metaphase. Von schleifenförmigen Chromosomen in der Äquatorialplatte, wie sie WOLTERECK beschrieb, konnte ich nie etwas bemerken. Die Chromosomen hatten stets kugelförmiges Aussehen (Fig. 18). Die Richtungsspindel besteht im Gegensatz zu dem mit Microsomen durchsetzten Plasma des Gerüstwerks aus körnchenfreiem

Plasma, das ziemlich homogen erscheint. Eine eigentliche Spindelstruktur, wie Spindelfasern u. dgl., habe ich nicht wahrnehmen können. Fig. 11 zeigt die Richtungsspindel in Polplattenformation. Ich muß hier darauf aufmerksam machen, daß sich die Richtungsspindel zur Teilung nicht immer radial einstellt, sondern ihre ursprüngliche tangentiale Lage beibehalten kann. Woltereck beschreibt die Richtungsteilung folgendermaßen: „Die innere Polplatte tritt nun als Furchungskern in die Mitte des Eies, während die äußere Chromatinplatte an der Eiperipherie mitsamt der Hauptmasse des Achromatins liegen bleibt. Dieser periphere Rest der Richtungsspindel geht in die Bildung der Richtungszelle ein, welche sich nachträglich vom Eiplasma abgrenzt" (vgl. seine figg. 32 u. 33). Ich habe demgegenüber, wie auch Schleip, stets gefunden, daß der Richtungskörper während der Telophase sich von der Eizelle abgrenzt, wie bei einer normalen Zellteilung die Tochterzellen durch Scheidewandbildung sich voneinander trennen. Fig. 11—15 führen 5 aufeinander folgende Stadien aus der Bildung des Richtungskörpers vor Augen. Ohne daß eine Einfurchung der Plasmaoberfläche stattfände, grenzt sich die Richtungszelle durch eine Plasmaschicht vom Ei ab. Der Richtungskörper ist verhältnismäßig groß und schließt zahlreiche Dotterschollen in seinen Zellgrenzen ein. Zuerst ist er flach ausgebreitet, zieht sich aber dann mehr kuglig zusammen (Fig. 12—16; 20 u. 21). Während bei *Cypris fuscata* nach Schleip (1908) sowohl im Furchungskern wie im Richtungskörper gleich nach ihrer Trennung Chromosomen sichtbar sind, ist dies bei *Cypris incongruens* nicht der Fall. Eikern und Richtungskörper haben zunächst ein blasiges Aussehen (Fig. 14). Während der letzten Stadien der Richtungsteilung vergrößern sich die beiden Plasmainseln im Innern des Eies bedeutend und bilden mächtige Strahlungen aus. Unter dem Einfluß des Centriols erfolgt augenscheinlich ein gewaltiger Zufluß aus dem umgebenden Plasmanetzwerk zum Centriol hin. Diese Vergrößerung des Plasmahofes stimmt zu neueren Anschauungen, die die ganze Strahlung lediglich als Flüssigkeitsstrahlung des Hyaloplasmas auffassen, die unter dem Einfluß des Centriols erfolgt.

Der blasige Furchungskern gerät in den anziehenden Einfluß der beiden Sphären und wandert zwischen sie ein (Fig. 15). Ein Plasmastrang bezeichnet den zurückgelegten Weg. Die beiden Pole des sich ellipsoid in die Länge streckenden Kernes treten in Verbindung mit den Sphären. Aus diesem Zustand geht der Kern in die Prophase der 1. Furchungsteilung über (Fig. 16).

## II. Embryonalentwicklung.

### 1. Furchung.

#### Erster Teilungsschritt (1—2-Zellenstadium).

Fig. 20 zeigt die Prophase der 1. Furchungsteilung und zwar das Stadium des „segmentierten Knäuels“:

In Fig. 21 sehen wir die Furchungsspindel in Anaphase. Durch den an der Eioberfläche liegenden Richtungskörper wird der animale Eipol bezeichnet. Ihm gegenüber liegt der vegetative Pol. Die Sphären der 1. Furchungsspindel stellen sich in einer annähernd auf der vom animalen zum vegetativen Pol ziehenden Plasmaachse (primäre Eiachse) senkrecht stehenden Ebene ein. Die 1. Furchungsspindel steht demgemäß in der Längsachse des Eies.

Bei der nun folgenden 1. Teilung kommt der Richtungskörper in die Furche I zu liegen. Die 1. Teilungsebene ist meridional. Es entstehen 2 adäquale Blastomeren. Der Spindelrest bleibt eine Zeitlang als Protoplasmaverbindung zwischen den Ruhekernen des Stadiums 2 erhalten. Eine eigentliche Furche, eine Einfaltung der Eioberfläche, kommt nicht zustande; die Plasmabezirke der beiden ersten Blastomeren grenzen sich durch „Scheidewandbildung“ voneinander ab. Die Grenzfläche der Blastomeren erscheint zunächst als recht breite Plasmaschicht, die auch einzelne Dotterschollen einschließt; erst allmählich bildet sich in ihr eine dünne Grenzlamelle heraus.

Fig. 22 und 23 zeigen die Rekonstruktion der Tochterkerne. Es erfolgt im Gegensatz zu Copepoden (HAECKER, 1897, AMMA, 1911), Cladoceren (KÜHN, 1908, 1912), Cirripedien (BIGELOW, 1912) keine Umwandlung der Einzelchromosomen in Caryomeren, die erst dann zu einheitlichen Ruhekernen verschmelzen. In Fig. 23 haben die Kerne blasiges Aussehen, die Chromosomen verschwinden. Schon während der Telophase ist die Plasmahülle um die Kerne in zwei Sphären an beiden Polen der Kerne auseinandergezogen. Offenbar haben sich hier die Centrosomen bereits für den nächsten Teilungsschritt geteilt.

Dem Teilungsapparat wohnt augenscheinlich bei *Cypris* die Tendenz inne, sich schon sehr früh zu verdoppeln. Dasselbe fanden wir ja auch bei dem Sichverdoppeln des Centriols für die 1. Furchungsteilung, das schon vor der Reifung stattfand (Fig. 8).

Dies steht im Gegensatz zu dem Verhalten von *Artemia*, wo die Teilung des Centriols erst spät am parthenogenetischen Furchungskern stattfindet.

### Zweiter Teilungsschritt (2—4-Zellenstadium).

Die beiden sich nunmehr ausbildenden Furchungsspindeln des 2 Zellenstadiums liegen zunächst in derselben Ebene wie die Furchungsspindel und parallel zueinander. Dann beginnen sie sich zu drehen, bis sie in parallelen Ebenen einen spitzen Winkel miteinander bilden. Und zwar nehmen sie eine im Verhältnis zum Richtungskörper schwach läotrope Stellung gegeneinander ein, d. h. sie zeigen in parallelen Ebenen vom animalen Pol aus gesehen in zur Uhrzeigerdrehung entgegengesetztem Sinne von unten nach oben (Fig. 24 u. 25, in denen die näher beim Beschauer gelegene Sphäre dunkler gehalten ist). Gleichzeitig tritt hier eine geringe Phasendifferenz auf. Die in der Teilung weiter fortgeschrittene Spindel bezeichne ich mit *C D*, die anderen mit *A B*. Fig. 24 und 25 zeigen *A B* noch in Prophase und zwar im Stadium des segmentierten Knäuels, *C D* im Beginn der Metaphase, bei der Bildung der Äquatorialplatte. In Fig. 25 ist der Winkel, den die beiden Spindeln miteinander bilden, fast zu einem rechten geworden. Die Neigung der beiden Spindeln gegeneinander ist aber nur selten so stark. Fig. 26 I und II zeigt ein Ei, indem die Teilungsvorgänge noch weiter fortgeschritten sind. Hier befindet sich die Spindel *A B* im Zustand der Anaphase, *C D* bereits in Telophase. Hier liegt ein 3-Zellenstadium vor. Das Blastomer *C D* weist bereits die 2. Furche auf, die ebenfalls meridional verläuft. Die Richtungszelle hat sich hier bereits geteilt. Im Gegensatz zu Wolterbeck bin ich der Ansicht, daß die Teilung mitotisch verläuft (Fig. 23). Ich werde das Verhalten des Richtungskörpers später in einem besonderen Abschnitt eingehend erörtern. In der Astrosphäre der Spindeln der Blastomeren findet sich je eine hellere Stelle mit mehreren centriolenartigen Körperchen.

Das nächste Stadium, Fig. 27 I und II, zeigt uns die Phasendifferenz zwischen den beiden Spindeln wieder ausgeglichen; denn gewisse Kernstadien pflegen länger zu dauern als andere, so besonders die Ruhestadien und das Stadium der Telophase. Die Furche II, die beim Übergang zum Stadium 4 entsteht, verläuft infolge der schwach läotropen, annähernd latitudinalen Spindelstellung nicht einheitlich in der Längsachse des Eies um dieses herum, sondern jede der beiden Blastomeren des Stadiums 2 weist ihre eigene

Furchungsebene auf, die annähernd senkrecht zu der betreffenden Spindel steht (s. Textfig. A. Auf diese Weise entstehen die vegetative und die animale Brechungsfurche. Diese ist durch den bzw. die Richtungskörper gekennzeichnet.

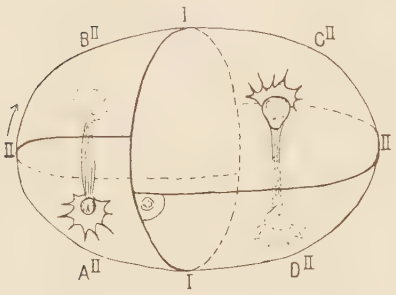



Fig. A.

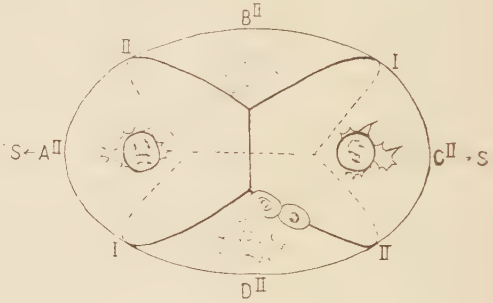



Fig. B.

Es erfolgt nunmehr eine Drehung der durch den Teilungsschritt II. entstandenen Zellen $A^{II}$—$D^{II}$ um 45° und zwar in der Richtung des Uhrzeigers, bis $A$ und $C$ an den spitzen Enden der eiförmigen Schale, $B$ und $D$ an ihren Seiten liegen (Fig. 27 und Textfig. A).

Die aus dem II. Teilungsschritt hervorgegangenen Blastomeren habe ich mit $A$, $B$, $C$, $D$ bezeichnet. Durch Hinzufügung des römischen Exponenten II wird im Anschluß an KÜHN (1912) der Teilungsschritt bezeichnet, aus dem diese 4 Zellen hervorgegangen sind. Will ich in späteren Furchungsstadien nur die 4 Quadranten als solche betrachten, so lasse ich die Indizes fort.

Im Stadium 4 haben die 4 Zellen $A^{II}$—$D^{II}$ die in Textfig. B gezeichnete Lage. Die Ruhekerne haben sich entsprechend den Brechungsfurchen und der durch diese bedingten Zellgestalt so angeordnet, daß $A$ und $C$ in einer höheren Ebene liegen als $B$ und $D$. Der Richtungskörper oder seine beiden Abkömmlinge liegt gewöhnlich an der Zellgrenze von $C$ und $D$ nahe der animalen Brechungsfurche. Es verhalten sich animale und vegetative Brechungsfurche in ihrer Länge wie 3 : 4. Die animale und vegetative Furche stehen bei Aufsicht auf den animalen Pol senkrecht aufeinander. In den Textfiguren, die schematische Rekonstruktionen nach Schnitten darstellen, sind die einzelnen Quadranten durch stärkere Grenzlinien voneinander gesondert. Die animale Furche wurde durch eine stärkere durchgezogene Linie gekennzeichnet, die vegetative durch

eine stärkere gebrochene Linie. In den Tafelabbildungen der folgenden Stadien wurden die verschiedenen Quadranten durch verschiedene Farbengebung der Kerne bzw. Spindeln voneinander unterschieden, und zwar *A* weiß, *B* braun, *C* karmin, *D* blau. Die animale Furche wurde in schematischer Weise hervorgehoben durch -·-·-·-·-·, die vegetative durch -·-·-·-.

Die primäre Eiachse zieht von der animalen zur vegetativen Brechungsfurche. In Textfig. B sehen wir bei Aufsicht auf den animalen Pol die Zellen $A^{II}$, $B^{II}$, $C^{II}$, $D^{II}$ in Richtung des Uhrzeigers auf einander folgen. Schnitte, die in der Richtung durch $A^{II}$, $C^{II}$ hindurch verlaufen, werde ich in Zukunft als Sagittalschnitte bezeichnen, solche, die senkrecht hierzu durch $B^{II}$, $D^{II}$ verlaufen, als Querschnitte. Solche Schnitte, die senkrecht zur Plasmaachse (primären Eiachse) verlaufen, bezeichne ich als Horizontalschnitte oder als Frontalschnitte.

## Dritter Teilungsschritt (4—8-Zellenstadium).

Textfig. C—E und Fig. 28—30 zeigen die Vorgänge, die zur Bildung des 8-Zellenstadiums führen. Auch hier finden wir eine Phasendifferenz zwischen *A*, *B* einerseits und *C*, *D* andrerseits. Während *A* und *B* sich noch in Prophase befinden, sind *C* und *D* bereits in das Stadium der Äquatorialplatte eingetreten. Fig. 28 I zeigt einen frontal geneigten Querschnitt, der in Richtung der Spindel *C* verläuft. Schnitt II enthält die 3 anderen Kerne *A*, *B*, *D*.

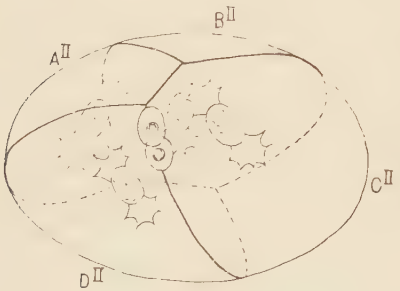



Fig. C.

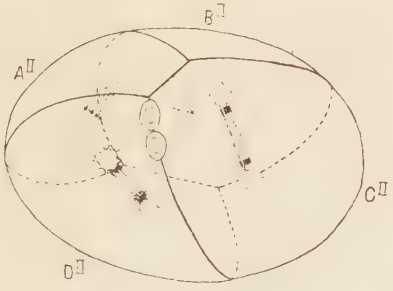



Fig. D.

Fig. 29 I u. II führt uns 2 Sagittalschnitte vor Augen, in denen die Kerne in der Teilung bereits weiter vorgerückt sind. *A* und *B* befinden sich noch im Stadium der Metaphase (Äquatorialplatte),

während $C$ und $D$ sich bereits in später Anaphase befinden. Zwischen $C$ und $D$ besteht auch eine, indes geringe Phasendifferenz. Entsprechend der Alternanzregel ist die Spindelstellung jetzt annähernd senkrecht zu der Spindelstellung während des II. Teilungsschrittes. Dort hatten wir eine schwach läotrope, annähernd latitudinale Spindelstellung. Jetzt kann man sie als durchaus meridional bezeichnen. Indes ist noch Folgendes zu bemerken. Textfig. D zeigt die Konvergenz der Spindeln $A$ und $C$ gegen die animale Furche. Sie liegen im ganzen genommen höher als die Spindeln $B$ und $D$, die gegen die vegetative Furche konvergieren. Die Spindeln sind also paarweise ($A$ u. $C$, $B$ u. $D$) auf zwei sich gegenseitig durchdringenden Kegelmänteln angeordnet. Beim Spiraltypus der Furchung lassen sich die Spindeln des III. Teilungsschrittes, die eine dexiotrope Lage haben, auf einem Kegelmantel anordnen.

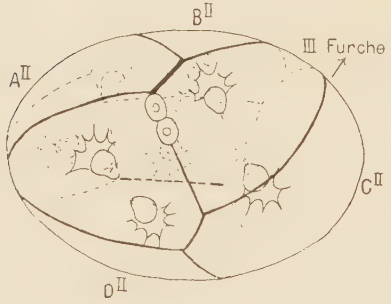


Fig. E.

Weiterhin haben mir viele Präparate die Spindeln von $A$ und $B$ in Anaphase, die von $C$ und $D$ in Telophase gezeigt. In $C$ und $D$ war auch die Zellteilung schon durchgeführt, während dies in $A$ und $B$ nicht der Fall war. Es schob sich also zwischen Stadium 4 und 8 sozusagen ein 6-Zellenstadium ein. Es läßt sich also gut anschaulich machen, wie beim Fortschreiten der Teilung die Phasendifferenz zwischen $A$, $B$ einerseits und $C$, $D$ andrerseits erhalten bleibt. In den Endstadien der Teilung indes verschwindet diese Phasendifferenz.

Textfig. E und Fig. 30 I—III zeigen uns in allen 4 Quadranten die Spindeln in Telophase, im Stadium der Rekonstruktion der Tochterkerne. Entsprechend dem Umstand, daß die beiden Spindeln $A^{II}$ und $C^{II}$ höher liegen als $B^{II}$ und $D^{II}$, liegen auch die neu entstandenen III. Furchen in den Quadranten $A$ und $C$ höher als in $B$ und $D$. Auf diese Weise entstehen 4 neue seitliche Brechungsfurchen (Textfig. E). Die Furche III verläuft also latitudinal. Fig. 30 zeigt uns 3 sagittal gedrehte Querschnitte. Die Schnittrichtung verläuft parallel zur Richtung der Spindel in $A$. Die in Rekonstruktion befindlichen Tochterkerne sind noch durch Spindelreste in Verbindung. Die seitlichen Brechungsfurchen sind

schon ausgebildet. Im Innern bemerken wir einen Spalt, die Furchungshöhle, zwischen den Blastomeren. Dieser Spalt wird sich späterhin erweitern und die Richtungskörper, die noch an der Oberfläche liegen und den animalen Pol bezeichnen, in sich aufnehmen.

Den Abschluß des III. Teilungsschrittes bildet ein Stadium mit 8 Ruhekernen. Es liegen die Kerne der 8-Zellen paarweise in 4 verschiedenen Höhenlagen. Ich bezeichne die vegetativen Zellen mit großen, die animalen mit kleinen Buchstaben. In der obersten Ebene (oben = dem animalen Pol am nächsten) finden wir die Kerne $a^{III}$ und $c^{III}$, dann $b^{III}$ und $d^{III}$, hierauf $A^{III}$ und $C^{III}$ und in der untersten Ebene die Kerne $B^{III}$ und $D^{III}$.

Fassen wir nochmals in einer Tabelle die Vorgänge der Teilung zusammen.

| Quadrant | *C* | *D* | *A* | *B* |
|---|---|---|---|---|
| Stadium 4 | $K^{II}$ *R* | $K^{II}$ *R* | $K^{II}$ *R* | $K^{II}$ *R* |
| | *An* | *An* | *P* | *P* |
| Stadium 6 | *T* | *T* | *An* | *An* |
| | *T* | *T* | *T* | *T* |
| Stadium 8 | 2 $K^{III}$ $c^{III}$ $C^{III}$ | 2 $K^{III}$ $d^{III}$ $D^{III}$ | 2 $K^{III}$ $a^{III}$ $A^{III}$ | 2 $K^{III}$ $b^{III}$ $B^{III}$ |

$K^{II}$ Kerne nach dem II. Teilungsschritt, $K^{III}$ Kerne nach dem III.,
*R* Kerne in Ruhe,
*P* „ in Prophase,
*An* „ in Anaphase,
*T* „ in Telophase.

### Vierter Teilungsschritt (8—16-Zellenstadium).

Während die Abkömmlinge der Quadranten *A* und *B* noch in Ruhe sind, beginnen diejenigen von *C* und *D* sich bereits zur nächsten Teilung vorzubereiten. S. Textfig. F und Fig. 31 I—III! Wir finden in $a^{III}$, $A^{III}$, $b^{III}$, $B^{III}$ Ruhekerne. $d^{III}$ und $D^{III}$ sind in Prophase, Stadium des segmentierten Knäuels, $c^{III}$ und $C^{III}$ in Metaphase. Also auch hier findet sich eine geringe Phasendifferenz

zwischen den Spindeln des Quadranten *D* und denen von *C*. Fig. 31 zeigt uns sagittal gedrehte Querschnitte. Die Spindelstellung ist latitudinal. Innerhalb der äquatorialen Ebene bilden die Spindelrichtungen in *C* und *D*, *c* und *d* rechte Winkel miteinander.

Fig. 32 I—III zeigt uns sagittal geneigte Horizontalschnitte. Die Spindeln von *A* und *B* haben sich ebenfalls latitudinal eingestellt und befinden sich in Prophase, $c^{III}$, $C^{III}$ und $d^{III}$ in Metaphase, während sich in $D^{III}$ gerade die Äquatorialplatte ausbildet. Es läßt sich gut erkennen, daß die Spindelrichtungen von $a^{III}$—$d^{III}$ zusammen ein Rechteck bilden, ebenso die von $A^{III}$—$D^{III}$. Während der eine Richtungskörper noch an der Oberfläche liegt, ist der andere bereits in die Tiefe gesunken, in den Spalt, der sich im Innern zwischen den Blastomeren befindet.

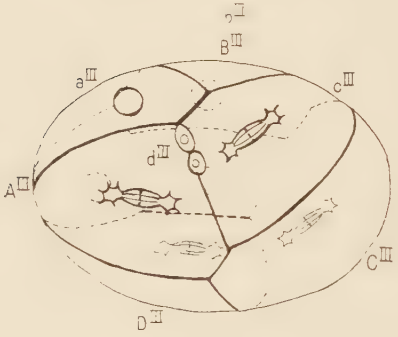


Fig. F.

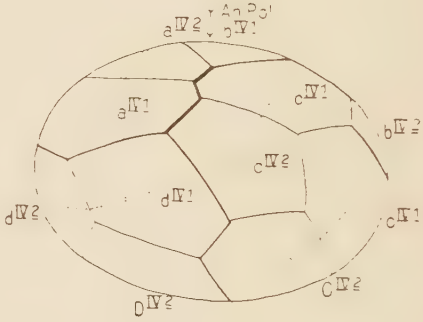


Fig. G.

An dieses Stadium schließt sich das in Fig. 33 I—II abgebildete an. Wir haben hier quer geneigte Horizontalschnitte. In den Quadranten *C* und *D* sind aus $c^{IV}$, $C^{IV}$, $d^{IV}$ und $D^{IV}$ durch meridionale Teilung bereits 8-Zellen hervorgegangen, die ich im Anschluß an KÜHN (1912) als Abkommen einer meridionalen Teilung mit unterstrichenen arabischen Exponenten unterscheide: $c^{IV\underline{1}}$, $c^{IV\underline{2}}$, $C^{IV\underline{1}}$, $C^{IV\underline{2}}$ $d^{IV\underline{1}}$, $d^{IV\underline{2}}$, $D^{IV\underline{1}}$, $D^{IV\underline{2}}$. Die Kerne sind noch durch einen Spindelrest verbunden. Die Spindeln in *A* befinden sich in Anaphase, während die in *B* sich noch im Zustande der Metaphase befinden. Die Zellen in *C* und *D* haben die Begrenzung von unregelmäßigen sphärischen Fünfecken. Die animale und vegetative Brechungsfurche sind in sich gebrochen. Die Richtungskörper sind in dem hier beschriebenen Stadium in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle

bereits in die sich im Innern zwischen den Blastomeren befindende Furchungshöhle eingesogen worden.

Andere Präparate zeigen die Abkömmlinge von *C* und *D* in Telophase, die von *A* und *B* in Anaphase.

Weiterhin finden wir *C*, *D*, *A* in Telophase, *B* in Anaphase. Im letzten Stadium der Teilung finden wir die Abkömmlinge aller 4-Quadranten in Telophase. Dann haben wir bereits 16 abgegrenzte Zellen vor uns. Also auch hier verschwindet die Phasendifferenz gegen Ende des Teilungsschrittes.

Den Abschluß des IV. Teilungsschrittes bildet das Stadium 16 mit 16 Ruhekernen. Fig. 34 I—III zeigt uns 3 sagittal gedrehte Querschnitte davon (s. auch Textfig. G). Die Spindelstellung im vorausgehenden Teilungsschritt war als annähernd latitudinal zu bezeichnen. Allmählich ist aber eine derartige Verschiebung der Blastomeren eingetreten, daß sich diese Bezeichnung nicht mehr aufrecht halten läßt. Demzufolge ist auch eine einheitliche Bezeichnung für die Richtung der Furche IV nicht mehr möglich. Die animale und vegetative Brechungsfurche, die im Stadium 8 noch deutlich als gerade Linien zu erkennen waren, sind jetzt durch gebrochene Linien ersetzt, da sich die Zellen, in ihrem Bestreben, einen möglichst gleichen Anteil an der Oberfläche zu gewinnen, aneinander vorbeidrängen. Es ist schwer, jetzt noch die 4-Quadranten auseinanderzuhalten, da sie nicht mehr durch eine gerade, sondern durch eine mehrfach gebrochene Begrenzungslinie voneinander geschieden sind. Die Furchungshöhle im Innern ist stark vergrößert. Die Zellen haben die Gestalt von fünfseitigen Pyramiden. Die Spitzen sind abgerundet und treffen im Eizentrum nahe zusammen. Die Grundfläche hat die Gestalt eines unregelmäßigen sphärischen Fünfecks. Die Kerne liegen in diesem Stadium schon dicht an der Oberfläche des Eies. In Fig. 31 war eine Orientierung noch möglich, da ausnahmsweise die Richtungskörper noch an der Eioberfläche lagen. Hier ist der Ort, darauf hinzuweisen, daß wir im Gegensatz zu *Moina* (Grobben, 1879) und *Polyphemus* (Kühn, 1911 und 1912) bei *Cypris incongruens* eine gleichmäßige latitudinale Spindelstellung während des IV. Teilungsschrittes haben. Bei den genannten Cladoceren erfolgt hier in der vegetativen Hälfte des einen Quadranten (der 3. Keimbahnzelle) die Scheidung der Urkeimzelle von einer Urentodermzelle, indem die Spindel in dem betreffenden Blastomer sich im Gegensatz zu den anderen Blastomeren meridional einstellt; hier verhalten sich alle Blastomeren gleich.

Ich will wieder die Vorgänge bei der Teilung in einer Tabelle zusammenstellen.

Bemerkung: $M$ = Kern in Metaphase.

Fortschreiten der Teilung.

| Quadrant | *C* | *D* | *A* | *B* |
|---|---|---|---|---|
| Stadium 8 | 2 $K^{III}$<br>2 *R* | 2 $K^{III}$<br>2 *R* | 2 $K^{III}$<br>2 *R* | 2 $K^{III}$<br>2 *R* |
| | 2 *M* | 2 *P* | 2 R | 2 *R* |
| | 2 *M* | 2 *M* | 2 *P* | 2 *P* |
| Stadium 12 | 2 *T* | 2 *T* | 2 *An* | 2 *M* |
| | 2 *T* | 2 *T* | 2 *An* | 2 *An* |
| Stadium 14 | 2 *T* | 2 *T* | 2 *T* | 2 *An* |
| | 2 *T* | 2 *T* | 2 *T* | 2 *T* |
| | 4 $K^{IV}$ | 4 $K^{IV}$ | 4 $K^{IV}$ | 4 $K^{IV}$ |

$K^{IV}$ = Kerne nach dem IV. Teilungsschritt.

Aus dieser Tabelle ist ersichtlich, daß die Phasendifferenz während des Teilungsverlaufes allmählich eintritt, aber am Schluß wieder ausgeglichen wird. Man kann eine absteigende Teilungsgeschwindigkeit feststellen von den Abkömmlingen des Quadranten *C* an bis zum Quadranten *B* herab. Bei Ansicht auf den animalen Pol schreitet also die Teilung in der Richtung des Uhrzeigers fort. Die Teilungswelle hat ihren Ausgangspunkt in *C* und verläuft über *D*, *A*, *B*. Bemerkenswert ist, daß auch hier alle Kerne das Ruhestadium erreicht haben, bevor die Teilungen des nächsten Teilungsschrittes beginnen.

Zur Bezeichnung der durch eine Meridionalfurche voneinander gesonderten Blastomeren füge ich, wie KÜHN bei der Beschreibung der *Polyphemus*-Furchung, einen unterstrichenen arabischen Index hinter die den Furchungsschritt bezeichnende römische Zahl. Diese Indizes werden bei der Aufsicht auf den animalen Pol in Richtung des Uhrzeigers angeordnet. Dann erhält die rechte Zelle den Index $\underline{1}$, die linke $\underline{2}$. Der *A*-Quadrant besteht jetzt aus den 4 Zellen: $a^{IV}\underline{1}$,

$a^{IV\,2}$; $A^{IV\,1}$, $A^{IV\,2}$, der *B*-Quadrant aus: $b^{IV\,1}$, $b^{IV\,2}$; $B^{IV\,1}$, $B^{IV\,2}$, der *C*-Quadrant aus: $c^{IV\,1}$, $c^{IV\,2}$; $C^{IV\,1}$, $C^{IV\,2}$ und der *D*-Quadrant aus: $d^{IV\,1}$, $d^{IV\,2}$; $D^{IV\,1}$, $D^{IV\,2}$ (s. Textfig. G).

### Fünfter Teilungsschritt (16—32-Zellenstadium).

Das 16-Zellenstadium scheint nur kurze Zeit zu dauern. Ich entnehme das daraus, daß sich unter meinen vielen Präparaten nur wenige fanden, die Stadium 16 in Ruhe zeigten. Wiederum beginnen die Zellen des *C*- und *D*-Quadranten früher zur Teilung zu schreiten als die beiden anderen. Um weitschweifige Schilderungen zu sparen, will ich an dieser Stelle eine Tabelle einschalten, die uns das Fortschreiten der Teilungen in den einzelnen Quadranten und die dabei auftretenden Phasendifferenzen vor Augen führt (s. S. 20). Es sind hier die Ergebnisse nach 14 Präparaten zusammengestellt.

Es bedeutet:

*R* = Ruhekern
*P* = Prophase
*A* = Äquatorialplatte
*M* = Metaphase
*An* = Anaphase
*T* = Telophase
*sT* = späte Telophase.

Die Anordnung dieser Bezeichnungen ist so, daß sie der am Kopf der folgenden Tabelle gegebenen Anordnung der Blastomeren entspricht.

Zwischen dem *C*- und *D*-Quadranten macht sich bereits zu Anfang eine geringe Phasendifferenz bemerkbar. Die früheste Phase der Teilung zeigte mir ein Präparat, das Folgendes erkennen ließ: Im *C*-Quadranten fanden sich 3 Kerne in Metaphase, 1 in Prophase, im *D*-Quadranten 1 in Metaphase, 3 in Prophase. Die Quadranten *A* und *B* befanden sich noch in Ruhe.

Bemerkenswert ist, daß man beim V. Teilungsschritt außer der Phasendifferenz zwischen den 4 Quadranten eine Phasenverschiebung findet, die vom animalen zum vegetativen Pol ansteigt. Das heißt, diejenigen Kerne, die dem animalen Pol näher liegen, beginnen die Teilung früher aufzunehmen als diejenigen, die mehr gegen den vegetativen Pol zu liegen. Wir finden diese Erscheinung in allen Phasen der Teilung mehr oder weniger ausgeprägt. Diese polare Phasendifferenz hat

Fortschreiten der Teilung.

| Quadrant | $c^{IV1}$ $C^{IV\bar{1}}$ | $c^{IV2}$ $C^{IV\bar{2}}$ | Animaler Pol ↑ $d^{IV1}$ $D^{IV\bar{1}}$ | $d^{IV2}$ $D^{IV\bar{2}}$ ↓ Vegetativer Pol | $a^{IV1}$ $A^{IV\bar{1}}$ | $a^{IV2}$ $A^{IV\bar{2}}$ | $b^{IV1}$ $B^{IV\bar{1}}$ | $b^{IV2}$ $B^{IV\bar{2}}$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| No. 1 | *R* | *R* | *R* | *R* | *R* | *R* | *R* | *R* |
| | *R* | *R* | *R* | *R* | *R* | *R* | *R* | *R* |
| No. 2 | *M* | *M* | *M* | *P* | ,, | ,, | ,, | ,, |
| | *M* | *P* | *P* | *P* | | | | |
| No. 3 | *M* | *M* | *M* | *M* | ,, | ,, | ,, | ,, |
| | *M* | *As* | *As* | *P* | | | | |
| No. 4 | *M* | *M* | *M* | *M* | ,, | ,, | ,, | ,, |
| | *M* | *M* | *As* | *P* | | | | |
| No. 5 | *An* | *An* | *M* | *M* | ,, | ,, | ,, | ,, |
| | *M* | *M* | *P* | *P* | | | | |
| No. 6 | *An* | *An* | *M* | *M* | ,, | ,, | ,, | ,, |
| | *M* | *M* | *As* | *As* | | | | |
| No. 7 | *An* | *An* | *An* | *M* | ,, | ,, | ,, | ,, |
| | *M* | *M* | *M* | *M* | | | | |
| No. 8 | *T* | *T* | *T* | *An* | ,, | ,, | ,, | ,, |
| | *An* | *An* | *M* | *M* | | | | |
| No. 9 | *T* | *T* | *An* | *An* | ,, | ,, | ,, | ,, |
| | *T* | *An* | *T* | *An* | | | | |
| No. 10 | *sT* | *sT* | *sT* | *sT* | *M* | *M* | *R* | *R* |
| | *sT* | *sT* | *sT* | *sT* | *M* | *P* | *R* | *R* |
| No. 11 | ,, | ,, | ,, | ,, | *An* | *M* | *M* | *P* |
| | | | | | *M* | *M* | *P* | *P* |
| No. 12 | ,, | ,, | ,, | ,, | *sT* | *sT* | *An* | *An* |
| | | | | | *sT* | *sT* | *An* | *An* |
| No. 13 | ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | *sT* | *sT* |
| | | | | | | | *An* | *An* |
| No. 14 | ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | *sT* | *sT* |
| | | | | | | | *sT* | *sT* |

auch Haecker (1897) bei Copepoden beobachtet und Kühn (1911, 1912) bei *Polyphemus*, wo sie so ausgesprochen das ganze Furchungsbild beherrscht, beschrieben.

Fig. 35 zeigt uns die Teilungsvorgänge in den Quadranten *C* und *D* noch weiter fortgeschritten. Der *C*-Quadrant zeigt uns $c^{IV\,1}_{-}$, $c^{IV\,2}_{-}$ und $C^{IV\,2}_{\cdot}$ in Metaphase, während in $C^{IV\,1}_{-}$ gerade die Bildung der Äquatorialplatte beginnt. Im *D*-Quadranten sehen wir $d^{IV\,1}_{-}$ und $d^{IV\,2}_{-}$ in Metaphase. In $D^{IV\,1}_{-}$ beginnen die Chromosomen sich zur Äquatorialplatte einzustellen, während $D^{IV\,2}_{-}$ sich noch in Prophase befindet. Die Kerne in den Quadranten *A* und *B* verharren noch in Ruhe. Die Spindelstellung in *C* und *D* läßt sich als meridional bezeichnen. Wir sehen bei diesem Präparat die Richtungskörper noch an der Oberfläche. Die animale Furche ist 2fach gebrochen, die vegetative 3fach. Die Zellen haben die Oberflächengestalt von unregelmäßigen Fünfecken. Wir sehen also auch hier, daß die mehr gegen den animalen Pol zu gelegenen Blastomeren sich früher zur Teilung anschicken als die anderen. Aus der Tabelle können wir das weitere Fortschreiten des Teilungsverlaufes über die einzelnen Quadranten entnehmen.

Wir erkennen, daß in den Quadranten *C* und *D* die Teilungen weiter fortschreiten bis zu dem in No. 9 angegebenen Zustande, den ich an der Hand eines Präparates wieder genauer beschreiben will. Wir sehen auch hier wieder, daß dauernd die dem animalen Pol genäherten Zellen in der Teilung weiter fortgeschritten sind als die mehr nach dem vegetativen Pol zu gelegenen. Die Quadranten *A* und *B* verharren während all dieser Vorgänge immer noch in Ruhe.

In Fig. 36 sehen wir im *C*-Quadranten die Spindeln $c^{IV\,1}_{-}$, $c^{IV\,2}_{-}$, $C^{IV\,1}_{-}$ in Telophase, $C^{IV\,2}_{\cdot}$ in Anaphase. Wir haben in $C^{IV\,2}_{\cdot}$ eine tripolare Mitose vor uns. Derartige mehrpolige Spindeln sind während der ersten Furchungsschritte nichts Ungewöhnliches. Was aus den anormalen Teilungsprodukten wird, kann ich nicht angeben. Im *D*-Quadranten befindet sich $D^{IV\,1}_{-}$ in Telophase, die anderen Spindeln in später Anaphase, Dyasterstadium. Wir sehen ferner, daß immer 2 entsprechende Spindeln parallel und in gleicher Höhenlage liegen, z. B. $d^{IV\,1}_{-}$ und $d^{IV\,2}_{-}$, $D^{IV\,1}_{-}$ und $D^{IV\,2}_{-}$. Die Quadranten *A* und *B* zeigen noch immer kein Anzeichen von beginnender Teilung. Die Phasendifferenz zwischen den Quadranten *A* und *B* einerseits und *C*, *D* andererseits ist gegenüber den früheren Teilungsschritten eine sehr beträchtliche geworden. Wir beobachten hier deutlich das Gesetz der „zunehmenden Phasendifferenz“ (Haecker, 1897). Eine bei der

Mutterzelle auftretende Verzögerung macht sich bei den Nachkommen der aufeinander folgenden Generationen immer mehr geltend. Bemerkenswert ist aber, daß bei allen Teilungsschritten die Phasendifferenz zum Schluß wieder ausgeglichen wird, indem die Spindeln der Quadranten *C* und *D* so lange in Telophase verharren, bis auch die anderen Quadranten soweit gelangt sind. Wir haben also als Ergebnis der Teilungsschritte immer Stadien, deren Zellenzahlen Potenzen von 2 sind.

Nunmehr beginnen auch die Zellen der Quadranten *A* und *B* sich zur Teilung anzuschicken. Hierbei bemerken wir ebenfalls eine vom animalen zum vegetativen Pol fortschreitende Phasenverschiebung und außerdem geringe Phasendifferenzen zwischen dem *A*- und *B*-Quadranten. No. 11 der Tabelle lehrt uns, daß sich die Kerne der

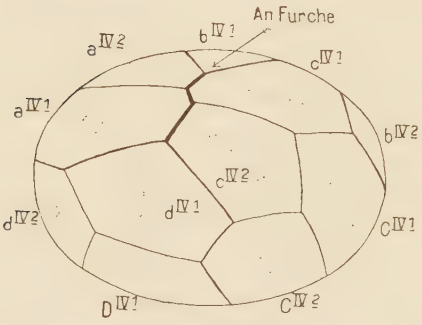



Fig. H.

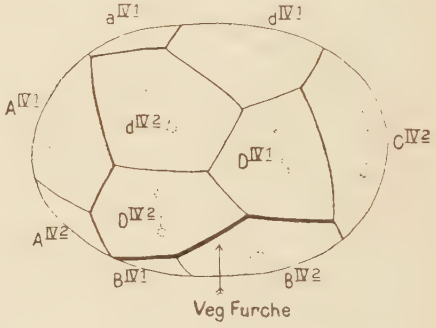



Fig. J.

Quadranten *C* und *D* bereits in später Telophase befinden, während die Teilung in *A* und *B* einsetzt. Diese Teilungen schreiten dann schnell vorwärts, bis wir schließlich in allen Quadranten Spindeln haben, die sich im Stadium der Telophase befinden. Textfig. H und J zeigen uns den Übergang vom 16- zum 32-Zellenstadium bei Ansicht schräg auf den animalen Pol und bei Ansicht auf den *D*-Quadranten. Textfig. J erhält man aus der vorigen Lage, nämlich der von Textfig. H, durch Rotation des Eies um 45° um seine Längsachse.

Fig. 37 zeigt uns einen Querschnitt vom 32-Zellenstadium, kurz nach Abschluß des V. Teilungsschrittes. Wir sehen noch die Spindelreste zum Teil erhalten. Die Chromosomen sind wie immer in diesem Stadium nicht mehr sichtbar. Die beiden Richtungskörper sind im Begriff in die Blastulahöhle im Innern einzusinken. Der eine von

beiden ist in Teilung begriffen und zwar in Anaphase. Fig. 38 gibt uns einen Längsschnitt vom Stadium 32 wieder, wo sich die Kerne bereits in Ruhe befinden. Die beiden Richtungskörper liegen im Innern der Blastulahöhle. Daß sich im Stadium 32 die Richtungskörper noch an der Oberfläche befinden, wie Fig. 37 zeigt, ist äußerst selten. Einen einzigen Fall habe ich beobachtet, wo noch später, nämlich beim Übergang vom 32- zum 64-Zellenstadium, ein Richtungskörper an der Eioberfläche lag. Die Reihenfolge der Teilungen verläuft beim V. Teilungsschritt wie beim IV. bei Aufsicht auf den animalen Pol in Uhrzeigerrichtung durch die 4 Quadranten *C*, *D*, *A*, *B* hindurch. Man kann dies gut aus der vorausgeschickten Tabelle ersehen.

Auch beim V. Teilungsschritt gilt die „Perpendikularitätsregel" wie bei allen vorhergehenden. Dieser Regel folgen die Teilungen der Blastomeren bis zum Stadium 32. Bei den späteren Teilungsschritten ist dies nicht mehr der Fall; denn dann läßt sich weder die Richtung der Furchen noch der Spindeln in gleichmäßiger Weise bezeichnen, da diese in jedem einzelnen Fall sehr verschieden sein kann. Es kommt zu Verschiebungen der Blastomeren und der in ihnen enthaltenen Substanz, die es mit sich bringen, daß die Spindeln weiterhin sich nicht mehr in streng geometrischer Beziehung latitudinal oder meridional einstellen.

Bei den Zellen, die aus dem V. Teilungsschritt hervorgegangen sind, füge ich zu dem 1. arabischen Exponenten noch einen 2. hinzu und zwar so, daß die mehr dem vegetativen Pol zu gelegenen Zellen den Exponenten 1, die näher am animalen gelegenen den Index 2 erhalten. Dies gilt für Zellen, die aus einer latitudinalen Durchfurchung hervorgegangen sind; die aus einer schiefen Teilung hervorgegangenen Zellen werden ebenfalls so unterschieden, daß die „obere" den Index 2, die „untere" den Index 1 erhält. Oben heißt nahe dem animalen Pol, unten näher dem vegetativen Pol.

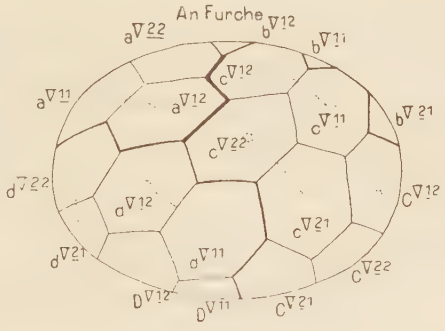
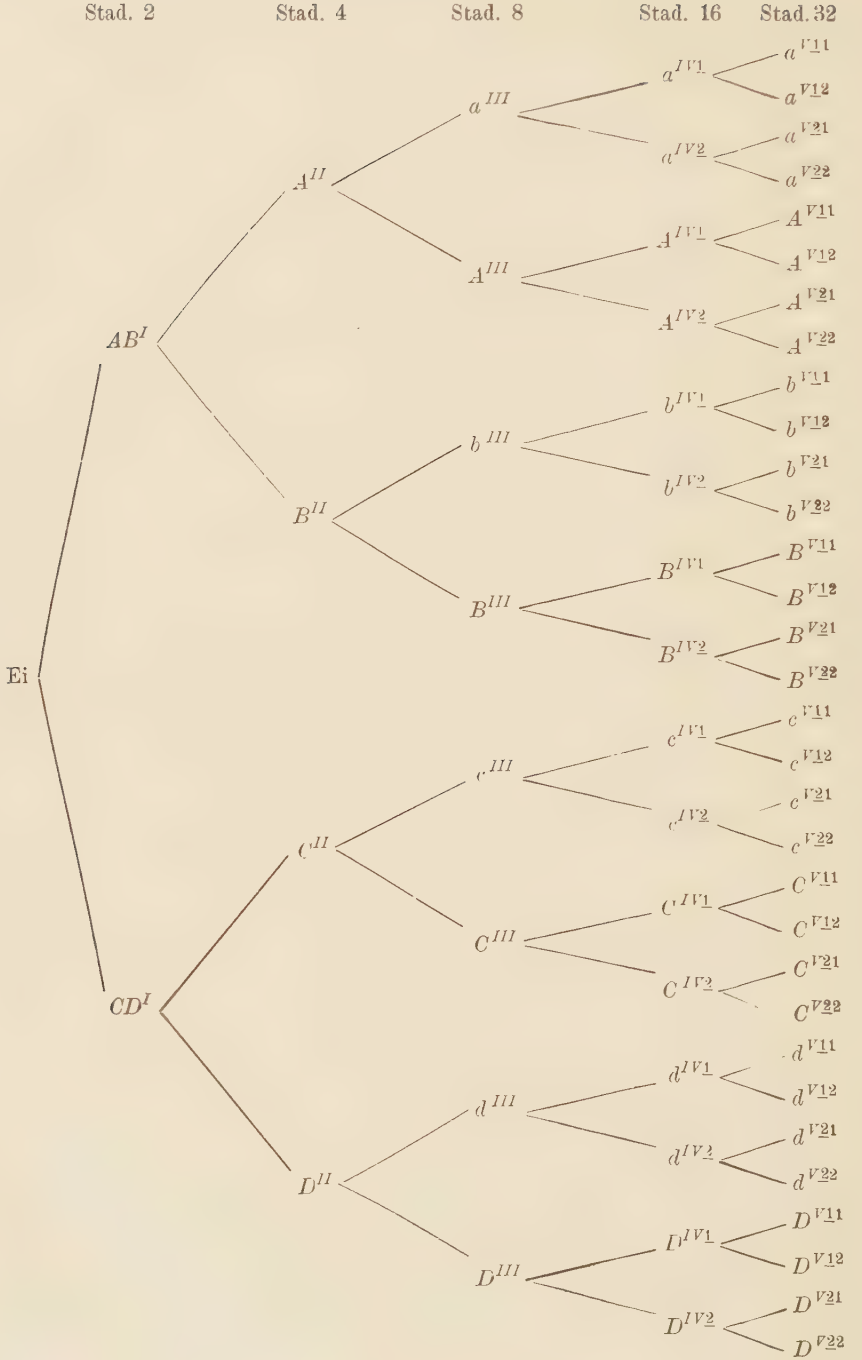



Fig. K.

Textfig. K zeigt das Stadium 32 bei Ansicht schräg auf den


Stad. 2
Stad. 4
Stad. 8
Stad. 16
Stad. 32
Ei
$AB^I$
$CD^I$
$A^{II}$
$B^{II}$
$C^{II}$
$D^{II}$
$a^{III}$
$A^{III}$
$b^{III}$
$B^{III}$
$c^{III}$
$C^{III}$
$d^{III}$
$D^{III}$
$a^{IV1}$
$a^{IV2}$
$A^{IV1}$
$A^{IV2}$
$b^{IV1}$
$b^{IV2}$
$B^{IV1}$
$B^{IV2}$
$c^{IV1}$
$c^{IV2}$
$C^{IV1}$
$C^{IV2}$
$d^{IV1}$
$d^{IV2}$
$D^{IV1}$
$D^{IV2}$
$a^{V\underline{11}}$
$a^{V\underline{12}}$
$a^{V\underline{21}}$
$a^{V\underline{22}}$
$A^{V\underline{11}}$
$A^{V\underline{12}}$
$A^{V\underline{21}}$
$A^{V\underline{22}}$
$b^{V\underline{11}}$
$b^{V\underline{12}}$
$b^{V\underline{21}}$
$b^{V\underline{22}}$
$B^{V\underline{11}}$
$B^{V\underline{12}}$
$B^{V\underline{21}}$
$B^{V\underline{22}}$
$c^{V\underline{11}}$
$c^{V\underline{12}}$
$c^{V\underline{21}}$
$c^{V\underline{22}}$
$C^{V\underline{11}}$
$C^{V\underline{12}}$
$C^{V\underline{21}}$
$C^{V\underline{22}}$
$d^{V\underline{11}}$
$d^{V\underline{12}}$
$d^{V\underline{21}}$
$d^{V\underline{22}}$
$D^{V\underline{11}}$
$D^{V\underline{12}}$
$D^{V\underline{21}}$
$D^{V\underline{22}}$

animalen Pol. Ich gebe nunmehr nebenstehend eine genealogische Zusammenstellung der Zellen des Stadiums 32.

Daraus geht hervor, daß die Furchung bis zum Stadium 32 völlig regulär verläuft.

### Sechster Teilungsschritt (32—64-Zellenstadium).

Für diesen Teilungsschritt standen mir nur verhältnismäßig wenige gute Präparate zur Verfügung, aber sie genügten mir, um erkennen zu lassen, daß der Teilungsverlauf wesentlich derselbe ist wie beim V. Teilungsschritt. Es breitet sich eine Mitosenwelle vom animalen zum vegetativen Pol über die Eioberfläche aus. Sie erscheint einheitlich, ist aber in Wirklichkeit aus der Übereinanderlagerung zweier verschiedener Wellenbewegungen entstanden. Zu der ursprünglichen Phasendifferenz zwischen den Quadranten *A*, *B* einerseits und *C*, *D* andrerseits ist eine 2. Phasendifferenz hinzugetreten zwischen den Zellen, die mehr dem animalen Pol zu liegen, und denjenigen, die dem vegetativen Pol angenähert sind. Wir sehen, wie zuerst einige Kerne am animalen Pol sich zur Teilung anschicken. Von ihnen greift die Teilung auf die zunächst benachbarten Zellen über. Diese gehen ebenfalls in Mitose über, und ihnen folgen die angrenzenden Zellen nach. Auf diese Weise verbreitet sich die Teilungsbewegung wie eine Welle vom Ursprungsort allmählich über die ganze Oberfläche des Eies, bis sie auf seiner entgegengesetzten Seite am vegetativen Pol anlangt. Während hier nun gerade die Teilung beginnt, sind die Teilungen in der Nähe der Ursprungsstelle bereits beendet. Wir haben dort die Ruhekerne des Stadiums 64.

Fig. 39 I und II gibt uns eine Anschauung vom Ablauf des VI. Teilungsschrittes. Wir sehen auf den animalen Pol. Der zufällig noch an der Oberfläche liegende Richtungskörper gestattet uns die Orientierung und die Einteilung in die 4 Quadranten. Die vom animalen Pol ausgehende Teilungswelle hat sich schon weit ausgebreitet. Wir sehen, daß sich am animalen Pol bereits die Kerne des 64-Zellenstadiums ausbilden. Man bemerkt, daß die Teilungswelle sich mit verschiedener Geschwindigkeit über die einzelnen Quadranten ausgebreitet hat. Am weitesten vorgerückt in der Teilung ist der Quadrant *C*, dann *D* und *A*, am weitesten zurück ist *B*. Der eine Richtungskörper liegt an der Grenze von *C*, *B* und *D* an der Oberfläche, der andere in der Furchungshöhle. Die

animale Furche ist stark verschoben. Die Spindelstellung ist in *A* und *B* mehr meridional, in *C* und *D* mehr latitudinal.

Fig. 40 zeigt uns einen Querschnitt. Die Teilungswelle ist bereits am vegetativen Pol angelangt. Am animalen Pol und in seiner weiteren Umgebung haben wir überall bereits die Ruhekerne des Stadiums 64. Im Eiinnern sehen wir einen Richtungskörper in Telophase.

Fig. 41 und 42 zeigt uns das 64-Zellenstadium nach Abschluß des VI. Teilungsschrittes. Fig. 42 gibt uns einen Sagittalschnitt wieder. Die Kerne haben hier ein anderes Aussehen als sonst gewöhnlich im Ruhezustand. Scharf färbbare Chromatinbrocken liegen der Kernwand an. Der Nucleolus ist mit Eosin gefärbt. Fig. 41 zeigt uns in einem Oberflächenbild die polygonale Oberflächengestalt der Zellen. Wir finden die Eioberfläche bedeckt von einem gleichmäßigen Mosaik von annähernd gleichgroßen Vielecken. Diese Vielecke bilden die Grundfläche von Zellpyramiden, die mit ihrem abgerundeten Ende nach innen zu konvergieren, nach dem Zentrum des Eies, wo sich die Richtungskörper befinden. Von einer Abgrenzung der Blastodermkerne gegen eine zentrale passive Dottermasse, wie sie WOLTERECK (1898) beschreibt, habe ich nie etwas entdecken können. Die Zellkonturen lassen sich bei entsprechend gefärbten Präparaten gut bis ins Eiinnere hinein verfolgen. Von einer mit Dotter gefüllten Blastodermhöhle kann infolgedessen auch nicht die Rede sein. Die Furchung ist immer noch total.

### Siebter Teilungsschritt (64-128-Zellenstadium).

Für diesen Teilungsschritt hatte ich Präparate zur Verfügung, die mir alle Übergänge vom Beginn bis zum Abschluß der Teilungsvorgänge vor Augen führten. Wie ein Querschnitt, Fig. 43, zeigt, beginnt die Teilungswelle wieder am animalen Pol. Sie breitet sich von hier allmählich über die Eioberfläche gegen den vegetativen Pol zu aus. Dies geschieht genau wie beim VI. Teilungsschritt mit ungleichmäßiger Geschwindigkeit nach verschiedenen Richtungen hin. Die Kerne, die sich im gleichen Mitosestadium befinden, lassen sich in Ellipsen anordnen. Diese stehen alle in einem gewissen Winkel schief zur primären Eiachse.

Textfig. L zeigt das Stadium 64—128 bei Aufsicht schräg auf den animalen Pol; die Teilungsgeschwindigkeit ist am größten im *C*-Quadranten. Sie ist im Vergleich dazu eine geringere, allmählich abnehmende in den Quadranten *D*, *A*, *B*. In *B* sind die

Mitosen am wenigsten weit gegen den vegetativen Pol zu fortgeschritten.

Fig. 44 I—IV zeigt uns eine Serie von etwas quer gedrehten Sagittalschnitten. Wir haben den Höhepunkt der Teilung vor uns. Am animalen Pol finden wir bereits Ruhekerne des Stadiums 128. Die Teilungswelle hat sich vom animalen Pol her mit ungleichmäßiger Geschwindigkeit ausgebreitet, mit der größten Geschwindigkeit innerhalb des Quadranten *C*, mit allmählich abnehmender in *D*, *A*, *B*. Am vegetativen Pol finden wir noch eine Kappe von Ruhezellen des Stadiums 64, deren Zellkörper langgestreckt sind. Der Weg der Teilungswelle ist erkennbar durch Verkürzung und Abkugelung der Zellen, die sich in Mitose befinden. Bei Präparaten des VI. Teilungsschrittes war es noch ab und zu möglich, die

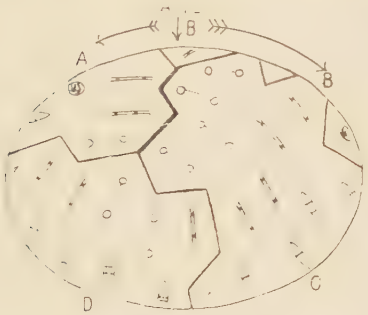



Fig. L.

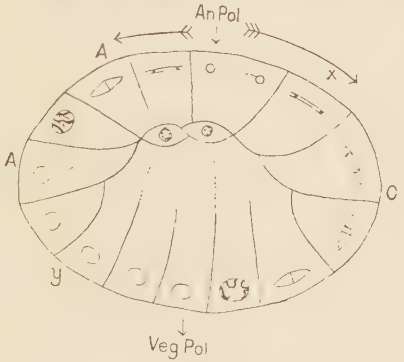



Fig. M.

Quadranten zu unterscheiden und zu erkennen, trotzdem auch hier schon die Abgrenzung der Quadranten gegeneinander eine vielfach gebrochene Linie war. Hier ist eine genaue Abgrenzung schon nicht mehr möglich: denn die Zellen verschieben sich während der Teilung gegeneinander und ändern ihre Gestalt. Wenn die Teilungstätigkeit ihren Höhepunkt erreicht hat, können wir also an dem Rotationsellipsoid des Eies 2 Kalotten unterscheiden. Die eine besteht aus Mitosestadien und bedeckt die animale Eihälfte. Der Mittelpunkt ihrer Wölbung fällt aber nicht mit dem animalen Pol zusammen, sondern liegt an der Grenze von Quadrant *C* und *D*, etwa bei *X* (Textfig. M, die einen schematischen Sagittalschnitt des Stadiums 64—128 darstellt). Am weitesten fortgeschritten ist natürlich die Teilung in den Zellen, die am animalen Pol liegen. Je mehr

wir von dort der Grenzfläche der Mitosenkalotte zustreben, um so mehr nähern sich die Mitosestadien den Vorbereitungs-, den Spiremstadien. Die andere Kalotte nimmt die vegetative Eihälfte ein und besteht aus Ruhekernen des Stadiums 64. Entsprechend der vorigen Kalotte fällt bei ihr der Mittelpunkt ihrer Oberfläche nicht mit dem vegetativen Pol zusammen, sondern liegt an der Grenze vom *A*- und *B*-Quadranten, etwa bei *y* in Textfig. M, diametral gegenüber von *X*.

Indem die Mitosenwelle vom animalen Pol her sich ausbreitet, nehmen die Kerne, die dem Ruhestadium 64 angehören, allmählich ab. Die Zahl der in Mitose befindlichen Kerne erreicht ihren Höhepunkt, um dann allmählich wieder abzunehmen. Am animalen Pol bilden sich die Ruhekerne des Stadiums 128 aus. Wir haben dann Ruhekerne am animalen und vegetativen Pol und zwischen beiden einen Ring von Mitosen. Die Kalotte von Ruhekernen am animalen Pol wird immer größer, während die am vegetativen Pol ständig abnimmt, indem ihre Kerne allmählich in Mitosen übergehen. Schließlich sind sämtliche Kerne am vegetativen Pol in Mitose befindlich.

Fig. 45 I und II zeigt uns 2 Frontalschnitte. Am vegetativen Pol (Fig. 45 I) liegen 2 Telophasen, 3 Metaphasen, 5 Spireme; alle übrigen Kerne sind schon Ruhekerne des Stadiums 128. Wir haben also jetzt wiederum 2 Kalotten vor uns. Die eine mit Ruhekernen, dem Stadium 128 angehörend, umfaßt vom animalen Pol aus den größten Teil der Eioberfläche. Die kleinere am vegetativen Pol enthält nur noch Mitosestadien. Sind auch diese letzten Mitosen abgelaufen, dann haben wir das Stadium erreicht, das aus 128 Ruhekernen besteht. Zur Veranschaulichung des Fortschreitens der Teilungswelle vom animalen zum vegetativen Pol will ich eine Tabelle geben. Diese Tabelle gibt an der Hand einer Reihe ausgewählter Präparate zahlenmäßig die Verhältnisse zwischen Ruhekernen des Stadiums 64 = $K^{VI}$, Mitosen = $M^{VI-VII}$ und Ruhekernen des Stadiums 128 = $K^{VII}$.

| Kernzustand | $K^{VI}$ | $M^{VI-VII}$ | $K^{VII}$ |
|---|---|---|---|
| No. 1: | 64 $K^{VI}$ | | |
| No. 2: | 60 | 4 $M^{VI-VII}$ | |
| No. 3: | 57 | 7 | |
| No. 4: | 55 | 9 | |
| No. 5: | 48 | 16 | |
| No. 6: | 43 | 21 | |
| No. 7: | 30 | 29 | 10 $K^{VII}$ |

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| Veg. Pol. ← | No. 8: 21 | 21 | 44 | → Anim. Pol. |
| | No. 9: 19 | 16 | 58 | |
| | No. 10: 15 | 14 | 70 | |
| | No. 11: 15 | 12 | 74 | |
| | No. 12: 13 | 7 | 84 | |
| | No. 13: 6 | 6 | 104 | |
| | No. 14: 6 | 5 | 106 | |
| | No. 15: 3 | 2 | 118 | |
| | No. 16: — | 3 | 122 | |
| | No. 17: — | — | 128 | |

Aus dieser Tabelle geht hervor, wie allmählich die Mitosen zunehmen auf Kosten der Ruhekerne des Stadiums 64, wie allmählich ein Höhepunkt der Mitosenbildung erreicht wird und wie die Mitosen wieder abnehmen, indem aus ihnen die Ruhekerne des Stadiums 128 entstehen. Der Höhepunkt der Teilungen, die größte gleichzeitig beobachtete Mitosenzahl ist 29.

Fig. 46 gibt uns einen Sagittalschnitt durch das Stadium 128, das nach Abschluß des VII. Teilungsschrittes in allen Zellen erreicht wird. 2 Richtungskörper liegen im Eiinnern. Mit der Erreichung des Stadiums 128 haben wir den Abschluß der Furchung vor uns. Woltereck gibt an, daß die Furchung bis zum 32-Zellenstadium total, später mehr und mehr superfiziell verläuft, indem sich zunächst die Blastodermzellen gegen die zentrale passive Dottermasse abgrenzen, sodann ihre Kerne unter Verwischung der Zellkonturen der Oberfläche anlagern. Demgegenüber möchte ich bemerken, daß nach wie vor das Gerüstwerk des Plasmas ganz gleichmäßig das Eiinnere durchzieht und die Dotterschollen umhüllt, es also nicht zu einer Sonderung von Proto- und Deutoplasma kommt. Die Zellanteile verschmelzen im Eiinnern nicht miteinander. Bei gut gefärbten Präparaten habe ich die Zellgrenzen auch in späteren Stadien fast immer deutlich bis ins Eiinnere verfolgen können. Ich bin deshalb der Ansicht, daß man die Furchung als total und adäqual bezeichnen muß. Ein Übergang zur superfiziellen Furchung kann nur in der Lage der Furchungskerne gesehen werden, die der Oberfläche dicht anliegen. Wir haben bis zum Stadium 128 nicht den geringsten Anhaltspunkt, um auf eine etwaige Determinierung irgendwelcher einzelnen Zellen zu schließen. Wir haben eine Blastosphäre, die aus durchaus gleichen Zellen zusammengesetzt ist. Es ist weder ein Unterschied in der Größe der

Zellen vorhanden noch in der chromatischen Beschaffenheit der Kerne. Auch habe ich nie etwas von den Plasmaeinschlüssen gefunden, die die Zellen der Keimbahn bei vielen Organismen charakterisieren. Der einzige Unterschied liegt in den typischen Verschiedenheiten im Teilungstempo der Zellen. Es ist möglich, daß sich in diesen Vorgängen eine gewisse Beziehung zur Sonderung der Keimesbezirke ausdrückt und daß eine feste Folge gewisser Zellgenerationen von der ungefurchten Eizelle bis zu den Urorganen führt. Indes wäre dann die Zellfolge so verschleiert, daß es nicht möglich ist, Beziehungen dieser genannten Sonderverhältnisse zu der Keimblätterbildung zu finden.

## 2. Gastrulation (Bildung des primären Entoderms).

### Achter Teilungsschritt.

Mit dem VIII. Teilungsschritt beginnt die Gastrulation. Sie erfolgt in Form einer „wenigzelligen polaren Einwucherung". Merkwürdiger Weise beginnt der VIII. Teilungsschritt vom vegetativen Pole her, während die früheren Teilungsschritte vom animalen Pol her ihren Ursprung nahmen. Während alle anderen Zellen in Ruhe bleiben, schicken sich hier einige Kerne zur Teilung an (s. Textfig. N, Fig. 47 u. 48). Hier finden wir Spiremstadien, deren Chromatinstruktur mehr oder minder der parallelfädigen Struktur des Kernes derjenigen Zelle gleicht, die WOLTERECK mit *ZZ* bezeichnet. Ob es sich hier um Keimbahnzellen handelt, wie WOLTERECK annehmen zu können glaubt, möchte ich bezweifeln. Allerdings fallen diese Spiremstadien sehr auf; denn während in den Ruhekernen in dem blasigen Zustand, in dem sie meistens sind, Chromatinelemente oft nur schwer zu erkennen sind, treten diese in Spiremstadien oft sehr stark hervor (vgl. z. B. Fig. 28 II). Auch haben hier die Kerne mindestens das doppelte Volumen wie die Ruhekerne. Da die Spiremstadien ein rasch vorübergehendes Durchgangsstadium sind, kann man unter Umständen 50 oder mehr Objektträger durchsehen, ohne sie zu finden. Die Spiremstadien kommen im Vergleich zu anderen Kernzuständen, Mitosen oder gar Ruhekernen, außerordentlich selten vor. Indes hat man auf einigen Präparaten alle Übergänge von kleinen Furchungskernen bis zu mehr als doppelt so großen Kernen im Spiremstadium. In allen Zellen, ohne Rücksicht auf ihre Lage im Keim, sehen die Spiremstadien genau gleich aus.

Somit kann also dieser Zustand der Kerne am vegetativen Pol nicht als ein für sie charakteristisches Merkmal angesehen werden. Alsbald gehen diese Kerne in Teilung ein, und außer den Spiremstadien finden wir Spindeln. Während in den Furchungsstadien die Spindeln immer tangential zur Oberfläche gerichtet waren, stellen sich diese Spindeln in einer Zellengruppe am vegetativen Pole nun radial nach innen ein. Wenn diese Zellen ihre Teilung vollendet haben, erhalten wir das in Fig. 49 und Textfig. O dargestellte Bild: eine Anzahl von Zellen wurde nach dem Eiinnern zu abgeschnürt; sie stellen die Anlage des „primären Entoderms“ dar.

Die Gastrulation ist also eine wenigzellige polare Einwucherung (polare Delamination).

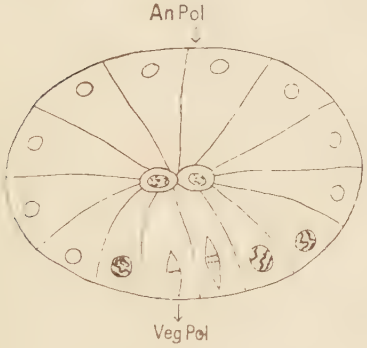


Fig. N.

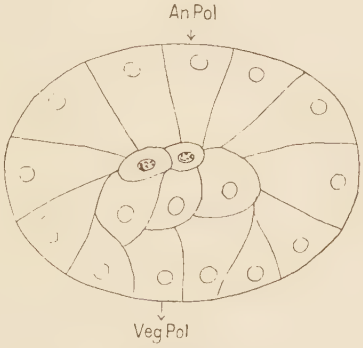


Fig. O.

Aus dem „primären Entoderm“ sondert sich erst später das sekundäre Entoderm des Mitteldarms und das Mesoderm. Bei der im Furchungstempo der Quadranten hervortretenden Asymmetrie des Keimes kann man vermuten, daß das Material für das primäre Entoderm vorzugsweise, wenn nicht ausschließlich, bestimmten Quadranten entstammt. Indes ist es mir nicht möglich, darüber genauere Angaben zu machen. Woltereck gibt an, daß vom ventralen Eipol die Einwanderung der Entodermelemente unter fortwährender Mitosenbildung erfolge („Mitosenattacke“). Ich sah stets nur eine einmalige Abschnürung von Elementen des unteren Blattes im Beginn des VIII. Teilungsschrittes.

Auf die Abschnürung der primären Entodermzellen folgt stets ein Stadium, in dem alle Kerne in Ruhe sind. Die Zellgrenzen sind im Ectoderm und primären Entoderm überall deutlich ausgebildet. Auch sah ich nicht, wie Woltereck, die Ectoderm- und Entoderm-

kerne sich durch ihre Größe unterscheiden. Die Entodermzellen füllen das Innere des Keimes völlig aus, von einer Furchungshöhle ist nichts mehr zu sehen; auf der Dorsalseite sind die Richtungskörper noch zwischen Entoderm und Ectoderm eingelagert zu sehen (Fig. 49).

In den (Fig. 49) entsprechenden Stadien zählte ich von 133 bis zu 140 Kernen, so daß also der VIII. Teilungsschritt mit der Bildung von 5—8 primären Entodermelementen beginnen würde. An das eben beschriebene Stadium, in dem sich alle Kerne in Ruhe befinden, schließt sich das in Textfig. P abgebildete an. Vom vegetativen Pol aus läuft die VIII. Teilungswelle in den Ectodermzellen, gegen den animalen Pol zu. Auch hier ist bemerkenswert, daß die Ausbreitungsgeschwindigkeit der Welle über die Oberfläche des Eies nach verschiedenen Seiten hin eine verschiedene ist. Wenn diese Teilung bis zum animalen Pol vorgedrungen und abgelaufen ist, dann ist der VIII. Teilungsschritt vollendet (256-Zellenstadium).

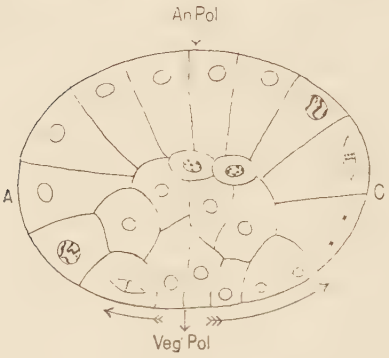


Fig. P.

### 3. Periode der Zellvermehrung im primären Entoderm.

Nach Ablauf des VIII. Teilungsschrittes haben wir ein Bild vor uns, wie es Fig. 50 vor Augen führt. Wir sehen im Innern die primären Entodermelemente liegen, die mit deutlichen Zellgrenzen gegeneinander und gegen die einschichtige Lage der Ectodermelemente abgegliedert sind. Auch diese sind durch deutliche Zellgrenzen voneinander geschieden. Auch ist hier wieder deutlich ersichtlich, daß sich Ectoderm- und Entodermelemente weder in der Größe der Kerne noch sonst irgendwie histologisch unterscheiden. Die Richtungskörper gehen in dieser Periode ihrem völligen Zerfall entgegen und werden von den umliegenden Zellen resorbiert.

Die nun folgende Entwicklung ist dadurch charakterisiert, daß lang andauernde Ruhestadien abwechseln mit solchen, in denen eine

weitere Vermehrung der verschiedenen Elemente erfolgt. An der Oberfläche des Eies sowohl wie in seinem Innern treten an den verschiedensten Stellen, also augenscheinlich gänzlich unabhängig voneinander, Mitosen auf. Fig. 50 u. 51 zeigen uns die weitere Vermehrung der primären Entodermelemente.

So wird unter langsamer Vermehrung von Ectoderm und Entoderm allmählich das Stadium erreicht, das in Fig. 53—55 wiedergegeben ist. An dem Aussehen der Zellen hat sich nichts geändert; Fig. 55 zeigt ein Stück der Keimesoberfläche bei stärkerer Vergrößerung. Der Dotter ist nach wie vor gleichmäßig in allen Zellen des Embryos verteilt. Die Dotterschollen liegen im Gerüstwerk des Plasmas eingebettet, das das ganze Eiinnere durchzieht. Die Zellgrenzen sind Plasmawände von etwas dichterem Gefüge Die Kerne haben ein bläschenförmiges Aussehen. Im Innern liegt ein Nucleolus, über den Kernraum, besonders nahe der Kernwand, sind ziemlich große Chromatinbrocken verteilt.

Vergleicht man die Ruhekerne in Fig. 22, 34, 52 u. 54 miteinander, so zeigt sich proportional zur Vermehrung der Kerne eine absolute Abnahme ihrer Größe. Es ist auffallend, daß diese Abnahme der Kerngröße hauptsächlich durch starke Abnahme der achromatischen Substanz erfolgt, während die Chromatinsubstanz nur wenig abnimmt. Sie nimmt relativ sogar zu (vgl. besonders Fig. 31 u. 54).

Auf dem soeben beschriebenem Stadium bleibt die Entwicklung des *Cypris*-Eies längere Zeit stillstehen; es stellt ein charakteristisches Ruhestadium dar, dessen Vorhandensein auch Woltereck anführt.

### 4. Sonderung der Organanlagen.

Auf das in Fig. 53—55 beschriebene Ruhestadium folgen dann Vorgänge, die zu einer Sonderung der Organanlagen führen. Die bisher scharf ausgeprägten Zellgrenzen im primären Entoderm beginnen sich jetzt mehr und mehr aufzulösen (Fig. 56, 57). Hierbei wandern die Kerne mehr nach der Ventralseite des Embryos zu, so daß seine Dorsalseite immer mehr frei von Kernen wird und fast nur noch aus inaktiver Dottermasse besteht. Das Ectoderm ist nach wie vor einschichtig. Auf der Ventralseite haben sich die Ectodermzellen lebhaft vermehrt, so daß die Kerne dicht nebeneinander lagern (Fig. 56). Die Zellgrenzen sind hier scharf ausgeprägt. Im dorsalen Bereich hat eine weniger lebhafte Teilungstätigkeit stattgefunden. Hier liegen daher die Ectodermkerne mit großen Zwischenräumen. Die nach innen

gewandten Zellwände werden allmählich undeutlich und sind später gar nicht mehr zu erkennen. Auffallend ist, besonders bei schwächerer Vergrößerung, daß die Ectodermzellen bedeutend dunkler erscheinen als der Innenraum des Embryos. Das rührt daher, daß sie dichter mit Protoplasma erfüllt sind, während das Eiinnere nur von vereinzelten schwachen Plasmasträngen durchzogen wird (Fig. 55). Es findet jedoch offenbar keine Verdrängung des Dotters aus den oberflächlichen Partien statt, sondern er wird dort aufgebraucht, wo die meisten Teilungen stattfinden.

Die Kerne, besonders die des Ectoderms, vermehren sich noch weiter. Hierbei verlieren auch die ventralen Ectodermzellen ihre zentrale Begrenzung. Es wird später infolge der immer dichteren Lage der Kerne überhaupt nicht mehr möglich, Zellgrenzen im ventralen Ectoderm zu erkennen. Bei den dorsalen Ectodermzellen ist es jedoch auch in diesen Stadien noch möglich, infolge der weniger dichten Lage der Kerne die radialen Zellgrenzen ein Stück weit zu verfolgen. Im primären Entoderm findet die erste Differenzierung auf der Ventralseite des Embryos, wo sich zahlreiche Kerne gesammelt haben, statt. Einige der Kerne — es sind nie mehr als 20 — treten, von dichterem Plasma umgeben, enger zusammen, und es entsteht in ihrer Mitte ein spaltförmiges Lumen (Fig. 58). Es vergrößert sich später und nimmt dann ellipsoide, häufig auch kuglige Gestalt an. Wir haben die erste Anlage des Darmbläschens, den Mitteldarm vor uns (Fig. 58). Nachdem sich so das sekundäre Ectoderm abgetrennt hat, ist es wahrscheinlich, daß die übrigen Kerne des primären Entoderms Mesodermelemente (*Mes*) darstellen. Gegenüber vom Darmbläschen entsteht eine ectodermale Wucherung (Fig. 58), die erste Anlage des Ösophagus (*O*). Diese tritt später, indem sich ihre Kerne durch radial gestellte Mitosen vermehren, mit dem Mitteldarm in Verbindung (Fig. 59 u. 60). An der Vorderseite des Embryos entsteht eine zweite Wucherung im Ectoderm. Dies ist die erste Anlage der Scheitelplatte (Fig. 58 *Schpl*). Mit Ausnahme der genannten beiden Einwucherungsstellen ist das Ectoderm zunächst noch einschichtig. Dann aber beginnt es auf der Ventralseite des Embryos sich lebhaft zu vermehren, so daß eine mehrschichtige dichte Lage von Ectodermkernen (Fig. 60) entsteht. Auf Frontalschnitten erkennen wir, daß es sich um eine paarige Anlage handelt.

Textfig. Qa und Qb. Die beiden Textfiguren sind halbschematische Rekonstruktionen nach horizontal geschnittenen Präparaten.

In Qa haben wir in ventraler Aufsicht die paarige Anlage der Stränge des Bauchmarks (*Bst*) vor uns, zwischen denen bei *O* der Ösophagus ausmündet. Nach vorn setzen sich die Stränge des Bauchmarks in die Scheitelplatte (*Schpl*) fort (Textfig. Qb). In diesem höher gelegenen Schnitt ist auch die Anlage des Mitteldarmbläschens (*D*) getroffen. Das Innere des Embryos wird zum großen Teil von zerstreut liegenden Mesodermkernen (*Mes*) erfüllt.

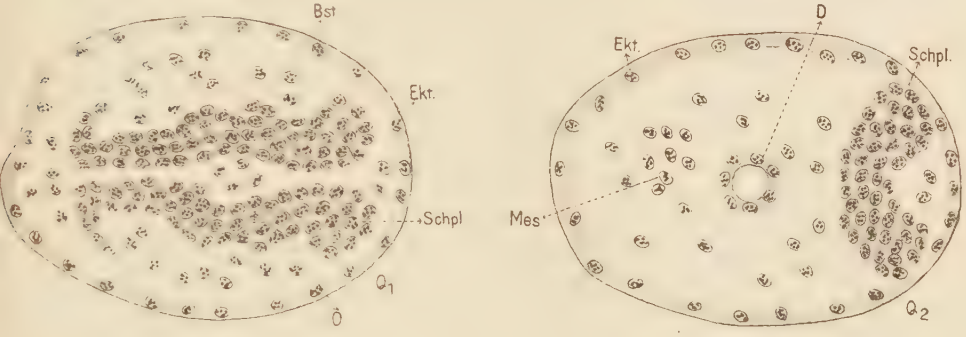



Fig. Q. Frontalschnitte durch einen Embryo von *Cypris*. a Schnitt nahe der ventralen Oberfläche. b Schnitt nahe der Körpermitte.
*Bst* paarige Anlage des Bauchmarkes. *D* Darmbläschen. *Ekt* Ectoderm. *Ent* Entoderm. *Mes* Mesoderm. *O* Stelle der Ausmündung des Ösophagus. *Schpl* Scheitelplatte

Man ist versucht anzunehmen, daß späterhin die Dotterschollen ausgestoßen werden: denn schon auf Stadien wie in Fig. 57 scheint der Beginn einer Sonderung von Proto- und Deutoplasma vorzuliegen. Die peripher gelegenen Ectodermzellen sind entschieden bedeutend reicher an dotterfreiem Plasma als das Eiinnere, das nur von vereinzelten Plasmasträngen durchzogen wird. Indes geht aus der Untersuchung späterer Entwicklungsstadien mit Sicherheit hervor, daß diese Anschauung unzutreffend ist. Der Vorgang ist vielmehr so, daß an den Stellen, wo infolge erhöhter Teilungstätigkeit die Kerne dicht nebeneinander zu liegen kommen, ein erhöhter Dotterverbrauch stattfindet. Aber man findet auch später noch Dotterschollen in ectodermalen Zellen, so in der Hypodermis, allerdings in sehr verringerter Zahl.

Eine Absonderung von Urkeimzellen konnte bei Keimen dieses Alters noch nicht beobachtet werden. Sie werden erst in viel späteren Stadien herausdifferenziert.

Die Dauer der Entwicklung bis zu dem hier beschriebenem

Stadium beträgt etwa 20—25 Tage. Die Eischale verläßt der Embryo erst kurz vor dem Naupliusstadium.

### III. Schicksal der Richtungskörper.

Das Schicksal der Richtungskörper bietet verschiedene Eigenheiten, die mich veranlaßten, ausführlicher darauf einzugehen. Von den parthenogenetischen Eiern von *Cypris incongruens* wird, wie schon Weismann (1887) beobachtet hat, nur ein Richtungskörper abgeschnürt. Es handelt sich bei der Richtungsteilung um eine Äquatorialteilung. Der Richtungskörper enthält also nach vollendeter Teilung ebenso wie der Furchungskern 12 Chromosomen. Diese Zahl findet sich auch durch alle embryonalen Zellfolgen hindurch.

Der Kern der Richtungszelle ist bläschenförmig und besitzt eine deutliche Kernmembran. Das Chromatin liegt in Brocken oder Strängen der Kernwand dicht an; ein Nucleolus ist nicht vorhanden. Auffallend ist, daß die Richtungszelle Dotterschollen einschließt, was bereits von Schleip angegeben wird. Der Richtungskörper ist verhältnismäßig groß. Vielleicht hängt hiermit und mit seinem Dottergehalt seine außerordentliche Lebenskraft zusammen und die Fähigkeit, sich noch mehrmals, wie eine normale Zelle, zu teilen, bevor er der Resorption durch die Entodermzellen anheimfällt.

Nach der Vollendung des I. Teilungsschrittes kommt der Richtungskörper in die Furche I zu liegen. Bis zur Vollendung des II. Teilungsschrittes haben wir regelmäßig schon 2 Richtungskörper gebildet. Nur einmal habe ich beobachtet, daß diese Teilung während des 4-Zellenstadiums noch nicht erfolgt war. Woltereck gibt an, daß die Teilung nicht mitotisch verläuft, ich bin aber zu anderer Ansicht gelangt. Auf das Ruhestadium des Kernes folgt ein Stadium, das man als Prophase bezeichnen kann. Der Kern gewinnt ein amöboides Aussehen. Die Chromatinbestandteile erscheinen in Form von kurzen, kugelförmigen Stäbchen, von denen man 24 zählen kann (Fig. 62). Diese Stäbchen erscheinen meist zu zweien angeordnet. Es ist wahrscheinlich, daß sie aus den 12 somatischen Chromosomen hervorgegangen sind, ob aber durch Längs- oder Querteilung, vermag ich nicht festzustellen. Ich halte das erstere für wahrscheinlicher (vgl. Schleip, 1908, p. 413 u. 414 u. fig. 25). Aus diesem amöboiden Kern geht eine Spindel hervor, indem die Chromosomen sich in die Äquatorialplatte einstellen und das sich an der Spindelbildung beteiligende Plasma in die Länge streckt (Fig. 63). Sphären sind nicht vorhanden, ebensowenig Centriole. Die Spindel

besteht aus einem Streifen dunkleren homogenen Plasmas und setzt sich mit den beiden Enden mit breiter Fläche an die Zellwand an. In der hier abgebildeten Spindel konnte ich nur 12 Chromosomen zählen, während sonst schon vor ihrer Einstellung 24 zu erkennen waren. Entweder war hier also die in der Prophase der Fig. 62 angegebene Längsteilung noch nicht durchgeführt, oder die Teilhälften lagen so dicht nebeneinander, daß sie wie ein einheitliches Chromosom erschienen. Jedenfalls läßt sich aber in Anaphasen feststellen, daß jederseits mehr als 6 Chromosomen in die Bildung der Tochterplatten eingehen (Fig. 64).

Aus dieser Teilung gehen dann 2 Richtungskörper hervor. Man findet sie im 4-Zellenstadium gewöhnlich an der Grenze zwischen C und D. Durch ihre Lage wird die animale Brechungsfurche als solche gekennzeichnet (vgl. Fig. 28 I, 32 I, 35 I). Während des VI. Teilungsschrittes der Blastomeren sinken die Richtungskörper in die Tiefe der als Spaltraum im Innern zwischen den Blastomeren entstehenden Furchungshöhle. Sie werden gewissermaßen eingesogen (Fig. 33 I). Selten findet man die Richtungskörper während des V. Teilungsschrittes noch an der Oberfläche liegen (Fig. 35—39); nur ein einziges Mal habe ich 1 Richtungskörper noch während des VI. Teilungsschrittes dort gesehen, wo er mir die Orientierung ermöglichte (Fig. 39 I). Die beiden Tochterzellen des Richtungskörpers können voneinander getrennt werden, indem die eine an der Oberfläche liegen bleibt, die andere in das Eiinnere gelangt (Fig. 32 u. 39). Sie können sich nun noch weiter mitotisch teilen. Fig. 37 zeigt uns in einem 32-Zellenstadium beide im Begriff in die Blastodermhöhle einzurücken; die eine Richtungszelle befindet sich im Zustand der Prophase, die andere bereits in Anaphase; Fig. 65 stellt sie bei stärkerer Vergrößerung dar. Auch hier kann man weder Sphären noch eigentliche Spindelfasern feststellen. Die Teilung spielt sich in einer langgestreckten, dunkel färbbaren Plasmamasse wie in einer normalen Spindel ab. In jeder der beiden Tochterplatten befinden sich mehr als 6 Chromosomen. In der Mitte sehen wir 2 Chromosomen, die bei der Teilung zurückgeblieben sind. Fig. 40 zeigt uns ebenfalls den einen von beiden Richtungskörpern, die hier bereits im Eiinnern liegen, in Anaphase.

Auf diese Weise können aus dem 1 Richtungskörper 4 Tochterzellen entstehen (Fig. 66). Die Richtungszellen füllen die anfangs noch sehr kleine Blastodermhöhle im Innern des Eies völlig aus. In seltnen Fällen kommt es noch zu weiteren Teilungen. Fig. 67

zeigt uns die 4 Tochterzellen des Richtungskörpers, die in der Blastodermhöhle eines Eies liegen, das gerade den VII. Teilungsschritt durchmacht. Hier sehen wir einen der 4 Kerne in Metaphase, einen anderen im Begriff 2 Tochterkerne zu rekonstruieren, und 2 Kerne befinden sich noch in Ruhe. Die Teilungen sehen hier ganz ähnlich aus wie in den Furchungszellen. Von einer Degeneration spricht sich in den regelmäßigen mitotischen Teilungsfiguren noch nichts aus. Der eben beschriebene Fall scheint indes recht selten zu sein. In der Mehrzahl der Fälle bildet der Richtungskörper nicht mehr als 2 Tochterzellen.

Während der Entodermeinwanderung erfolgt dann stets der degenerative Zerfall der Richtungskörper. Er kann unter Umständen schon etwas früher eintreten, wie Fig. 45 II anschaulich macht, wo eine der 4 Richtungszellen schon deutliche Zerfallerscheinungen zeigt. Die Richtungskörper können sich auch noch eine kurze Zeitlang erhalten (Fig. 49), aber ihr Zerfall geht nach der Gastrulation rasch und unaufhaltsam vor sich. Der Kern erhält ein amöboides Aussehen. Die Chromatinpartikelchen werden zu nucleolenartigen Bildungen kondensiert (Fig. 68). Die Zellgrenzen verschwinden. Das Kernplasma wird vacuolisiert und zerfließt zwischen den Dotterschollen. Die nucleolenartigen Gebilde bleiben noch eine Zeitlang erhalten (Fig. 50 u. 52). Sie gelangen in das Territorium von einer oder mehreren Entodermzellen. Es gibt keine Anhaltspunkte dafür anzunehmen, daß die Zellen zu Urgeschlechtszellen werden, in die die Trümmer der Richtungskörper gelangen. Sie zerbröckeln in kleinere Schollen oder quellen auf und nehmen eine blasige Beschaffenheit an, wobei ihre Färbbarkeit sich verringert. Jedenfalls unterliegen sie chemischen Veränderungen, werden aufgelöst und schließlich resorbiert. In den in Fig. 53—55 dargestellten Stadien habe ich jedenfalls keine Spur mehr von Bestandteilen der Richtungskörper entdecken können.

### Anhang. **Bemerkungen über Pilzinfektion.**

Woltereck gibt uns eine Abbildung eines von Coccidien ausgefressenen Eies. Einen solchen Fall habe ich nicht gesehen. Dagegen konnte ich außerordentlich häufig beobachten, daß anscheinend ganz gesunde Eier von Pilzen infiziert wurden. Diese Pilze, wahrscheinlich zu den Phycomycetes gehörig, wiesen ein mannigfach zwischen den Eipaketen verzweigtes Mycel auf. Sie dringen in

einzelne Eier ein, indem sie die Schale an irgend einer Stelle durchbrechen. Im Eiinnern breiten sich die Hyphen nach allen Seiten aus. Ihre Enden schwellen keulenförmig an, oft recht beträchtlich.

Wir finden in ihnen eine große Anzahl sehr kleiner Kerne und einige große Vacuolen. Die Dotterschollen des Eies werden gelöst und dann durch osmotische Vorgänge von den Pilzen resorbiert. Sehr interessant ist es, daß wir häufig im Innern der keulenförmigen angeschwollenen Hyphenenden einige ellipsoide Gebilde finden, die im Aussehen und Färbbarkeit den Dotterschollen des Eies entsprechen. Es scheint danach, daß diese Organismen aus den in ihr Inneres hinüber aufgenommenen Proteinsubstanzen von *Cypris* wieder feste Speicherungsprodukte ähnlicher Art herstellen. Nachdem der gesamte Dottergehalt des Eies verflüssigt und resorbiert worden ist, beginnen die Pilze in Fortpflanzung einzutreten. Es findet eine Sporulation statt in Gestalt einer Vielzellenbildung. In den Endkolben der Hyphen grenzt sich um jeden der Kerne ein kleiner Plasmabezirk ab, so daß das ganze Zellplasma spontan in ebenso viele Teilstücke zerfällt, wie Kerne vorhanden sind. Gleichzeitig mit diesen Vorgängen wird die dünne Hyphenmembran aufgelöst.

Leer gefressene oder verlassene Eischalen scheinen ein beliebter Aufenthaltsort für manche Protozoen zu sein. Mit besonderer Vorliebe siedeln sich dort Vorticellenkolonien an, die hier eine recht geschützte Zufluchtsstätte haben.

## Zusammenfassung der Ergebnisse und vergleichende Betrachtungen.

### 1. Eireifung und Schicksal der Richtungskörper.

Die Centrosomen des Ovocytenkerns gehen nicht zugrunde, sie bleiben erhalten, beteiligen sich indes nicht an der Richtungsteilung. Bevor diese stattfindet, lösen sich 2 Strahlungen vom amöboiden Eikern los, in denen sich die Centriolen befinden, die früh aus dem einheitlichen Muttercentriol des Eikerns hervorgegangen sein müssen. Sie bleiben als Plasmainseln im Dotter im Eiinnern, während der Kern an die Oberfläche wandert, um dort die eine Richtungsteilung des parthenogenetischen Eies durchzumachen, die unter Beibehaltung der normalen somatischen Chromosomenzahl verläuft.

Die Centrosomen des Ovocytenkerns treten wieder

in Tätigkeit bei der 1. Furchungsteilung. Nach Ablauf der Richtungsteilung wandeln sich die kleinen Plasmainseln in starke Strahlungen um, und der Eikern wandert zwischen die Attraktionssphären ein, wo er sich zur 1. Furchungsspindel umbildet.

Der Richtungskörper besitzt eine große Lebensenergie und teilt sich mitotisch ein oder mehrere Male. Auf diese Weise entstehen 2, 4, in einigen Fällen sogar noch mehr Richtungszellen. Während des IV. Teilungsschrittes sinken sie gewöhnlich in die zwischen den Furchungszellen entstehende Blastodermhöhle ein. Der degenerative Zerfall der Richtungskörper findet während oder nach der Entodermeinwanderung statt.

## 2. Embryonalentwicklung.

Die Furchung ist trotz des hohen Dottergehalts des Ostracodeneies total; sie geht auch in späteren Stadien nicht in eine superfizielle über. Sie ist adäqual, und im ganzen kann man sie als radiärsymmetrisch bezeichnen.

Sie erfolgt in 7 Teilungsschritten. Nach dem Abschluß des VII. Teilungsschrittes haben wir eine Blastosphära von 128 Zellen vor uns. Die Furchung ist auch insofern eine regelmäßige, als der Abschluß jedes Teilungsschrittes erreicht wird durch ein Stadium, dessen Zellenzahl die dem vorausgehenden Furchungsschritt entsprechende Potenz von 2 ist.

Der Verlauf der I. und II. Furche ist meridional. Dann wechseln nach der Perpendikularitätsregel latitudinale und meridionale Teilungen miteinander ab bis zum Stadium 32. Furche III verläuft latitudinal, IV wieder meridional, V latitudinal. Bei den späteren Teilungsschritten kann man weder die Richtung der Furchen noch der Spindeln in gleichmäßiger Weise bezeichnen, da diese infolge mannigfacher Zellverschiebungen bei der Bildung eines gleichmäßigen Zellmosaiks schief verlaufen. Im Teilungstempo gehen die Blastomeren in charakteristischer Weise auseinander. Zuerst hinkt beim Übergang vom 2- zum 4-Zellenstadium die Zelle $AB^l$ etwas nach. Die Phasendifferenz zwischen den Quadranten $AB$ einerseits und $CD$ andrerseits wird mit jedem Teilungsschritt größer. In späteren Furchungsstadien, etwa vom IV. Teilungsschritt an, treten auch zwischen $A$ und $B$ sowohl wie zwischen $C$ und $D$ geringe Phasendifferenzen auf. Wenn man nun die Quadranten so anordnet, daß der am weitesten in der Teilung vorgeschrittene vorangestellt wird, der am weitesten zurückgebliebene an die letzte Stelle kommt,

so erhält man folgende Reihenfolge: *C, D, A, B*. Bemerkenswert ist, daß alle Phasendifferenzen sich jeweils innerhalb eines Teilungsschrittes abspielen. Während seines Beginns treten sie hervor, gegen sein Ende sind sie wieder ausgeglichen. So erhält man in den Ruhestadien wieder die Zellenzahl, die die dem vorausgegangenen Furchungsschritte entsprechende Potenz von 2 darstellt.

Aber auch in einer anderen Beziehung treten regelmäßig in der Blastulawand Verschiedenheiten im Teilungstempo auf: Während die IV. Teilung noch innerhalb jedes Quadranten synchron verläuft, finden wir schon in der V. die Zellen der animalen Hälfte denen der vegetativen vorauseilen. Im weiteren Verlauf der Teilung wird der Unterschied zwischen der Teilungszeit der am animalen und vegetativen Pol gelegenen Zellen noch größer. Die Teilungen beginnen am animalen Pol und breiten sich wellenförmig nach dem vegetativen zu aus. Auf diese Weise wird die erste Wellenbewegung, die Phasendifferenz zwischen den 4 Quadranten *C, D, A, B* von der 2. Wellenbewegung überlagert.

Dadurch erhalten wir das Bild, als ob eine einheitliche Teilungswelle, die vom animalen Pol her ihren Ursprung nimmt, sich nach allen Seiten über die Oberfläche des Eies ausbreitet, bis sie den vegetativen Pol erreicht hat. Ihre Ausbreitungsgeschwindigkeit ist aber nicht allenthalben die gleiche. Mit erheblicher Geschwindigkeit breitet sie sich über den Quadranten *C* aus, mit allmählich abnehmender über *D, A, B*.

Die Einwanderung der Elemente des primären Entoderms erfolgt als wenigzellige polare Einwucherung, lokalisierte „primäre Delamination“ vom vegetativen (ventralen) Eipol aus bei Beginn des VIII. Teilungsschrittes. Es werden dabei durch paratangentiale Teilungsebenen 5—12 Zellen nach dem Eiinnern zu abgeschnitten. Späterhin erfolgt eine ungleichmäßige schrittweise Vermehrung des Ectoderms und des primären Entoderms, die häufig durch lange Ruhestadien unterbrochen ist, in denen die Entwicklung des Embryos stillsteht. In dem einschichtigen Ectoderm und dem soliden Komplex von primären Entodermzellen sind die Zellgrenzen lange Zeit deutlich zu erkennen; dann erfolgt ihre Auflösung im primären Entoderm. Seine Kerne wandern gegen die Ventralseite des Embryos und lassen einen dorsalen Raum, der fast nur vom Dotter erfüllt ist, frei. Bei den Ectodermzellen, die sich lebhaft vermehren, wird eine Unterscheidung von Zellgrenzen zunehmend schwieriger, besonders gegen den inneren

Dotterraum zu verschwinden sie. Nun erfolgt eine Sonderung der Organanlagen im unteren Blatt. Zuerst wird der Mitteldarm angelegt als kleines Bläschen, das aus einem sich allmählich vergrößernden Lumen zwischen primären Entodermkernen entsteht.

Die nach der Bildung des Mitteldarms nicht aufgebrauchten Kerne des primären Entoderms sind jetzt als Mesodermkerne aufzufassen. Sie liegen zerstreut und in der Mehrzahl ventral.

Eine Herausdifferenzierung der Keimzellen hat auf diesem Stadium noch nicht stattgefunden.

Gleichzeitig mit der Bildung des Mitteldarmbläschens erfolgt am vorderen Körperende des Embryos etwas ventralwärts die Anlage der Scheitelplatte als Ectodermverdickung.

Der Ösophagus entsteht als ventrale Einwucherung, die sich tief ins Innere hineinsenkt und durch radial gestellte Mitosen mit dem Darmbläschen in Verbindung tritt.

An der Ventralseite differenzieren sich die paarigen Anlagen des Bauchmarks als Wucherung des Ectoderms in 2 Längsstreifen. Das dorsale Ectoderm bleibt dauernd einschichtig.

Die Entwicklung bis zu dem beschriebenen Zeitpunkt dauert etwa 20—25 Tage.

Die Entwicklung von *Cypris incongruens* muß man dem nicht determinativen Typus zurechnen.

Während der ganzen Furchung weisen die Kerne und Zellen niemals in ihrer Größe oder in ihrem sonstigen Verhalten dauernde Unterschiede auf. Die Unterschiede, die auftreten, sind stets nur physiologischer Natur, d. h. durch Vorbereitung und Ausführung der Teilungen bedingte. Die Furchung schließt ab mit einer Blastosphära, die aus 128 durchaus gleichartigen Zellen besteht. Es kann also von einer sichtbaren frühzeitigen Determinierung der Keimbezirke keine Rede sein. Erst bei Beginn des VIII. Teilungsschrittes erfolgt eine Sonderung in die Elemente des Ectoderms und des primären Entoderms. Auch die Kerne dieser beiden Zellarten sind in durchaus keiner Weise unterscheidbar.

Eine Keimbahn nachzuweisen, dürfte bei dem vorliegenden Objekt auch nicht möglich sein. Niemals heben sich Zellen durch ihre Größe oder durch das Aussehen ihrer Zellkerne oder färbbare Einschlüsse des Zelleibes aus der Zahl der anderen heraus. Auch die Phasendifferenzen können keine Handhabe zur Sonderung der Keimbahnbezirke bieten, wie dies z. B. bei *Polyphemus* in ausge-

prägter Weise der Fall ist. Dort wird die Keimbahnzelle außer durch besondere von Nährzellen stammende Einschlüsse dadurch gekennzeichnet, daß ihr Kern noch in Ruhe bleibt, während alle anderen Kerne in die Mitose des IV. Teilungsschrittes eintreten. Die ausgebildete Spindel, die zur endgültigen Sonderung des Keimzellenmaterials vom Soma führt, steht meridional, während sämtliche anderen Spindeln dieses Teilungsschrittes sich latitudinal eingestellt hatten. Auch in allen folgenden Teilungsschritten sind die Urkeimzellen infolge der auffallenden Plasmaeinschlüsse und ihres stark verlangsamten Teilungstempos leicht zu unterscheiden. Bei *Cypris* dagegen erfolgt die Herausdifferenzierung der Urkeimzellen erst in sehr späten Stadien des Embryos.

So zeigt also *Cypris* eine gewisse Ähnlichkeit mit Phyllopodenformen von nicht determinativem Typus. In manchen Punkten bestehen aber auch wieder beachtenswerte Unterschiede.

Die Keimblätterbildung und Sonderung der Organanlagen von *Cypris incongruens* nimmt eine eigene Stellung unter den Entomostraken ein. Sie unterscheidet sich nicht nur von der der Formen mit dotterarmen Eiern und determinativem Furchungstypus, sondern auch von der bei anderen dotterreichen Eiern. Die Beziehung zwischen dem bei *Cypris* und den bei anderen Entomostraken vorliegenden Entwicklungstypen zeigt am besten ein Vergleich der verschiedenen Entwicklungsweisen. Mit Kühn (1912, p. 312 ff.) darf man wohl annehmen, daß die Modifikationen der Furchung- und Keimblätterbildung bei den Entomostraken in enger Beziehung zu der Zunahme der Eier an Dotter und der Art seiner Verteilung stehen. Bei seiner Bewältigung konnten verschiedene Wege eingeschlagen werden. Der Dotter „wird entweder bei zunächst totaler Furchung allen Zellen gleichmäßig zugeteilt, oder die Blastomeren werden in verschiedenem Masse damit ausgestattet", l. c., p. 312. Letzteres ist z. B. nach Bigelow (1902) bei *Lepas* der Fall. Bei den übrigen Entomostraken finden wir das erstere Verhalten. Entsprechend dem verschiedenen Dotterreichtum und der verschiedenen Art und Weise, das mitgegebene Dottermaterial zu verwerten, können wir jetzt 5 verschiedene Typen unterscheiden.

Der 1. Typus wird durch *Polyphemus* Kühn (1912) (Textfig. R) und *Moina* (Grobben 1879) (Textfig. S) dargestellt. Beide Cladoceren haben dotterarme Eier von determinativem Furchungstypus. Am einfachsten stellt sich *Polyphemus* dar. Bei ihm spielt der Dotter überhaupt keine selbständige Rolle: die Furchung ist total, es ent-

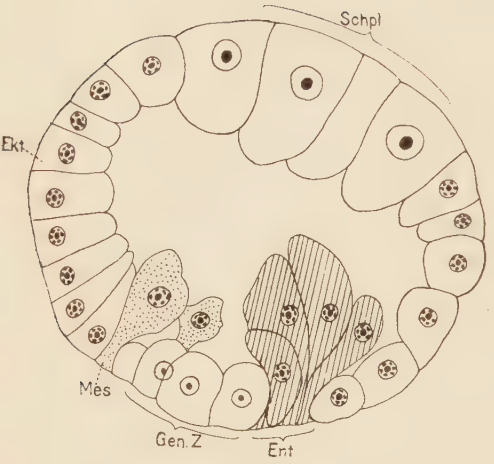



Fig. R.

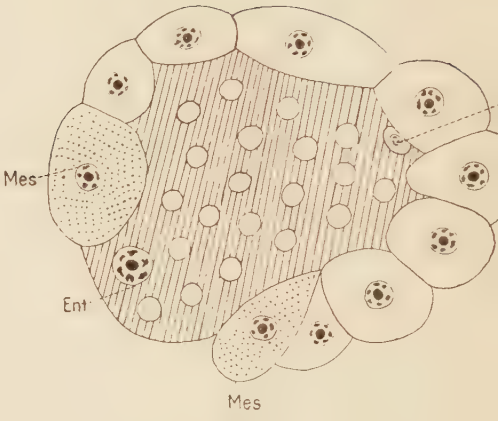



Fig. T.

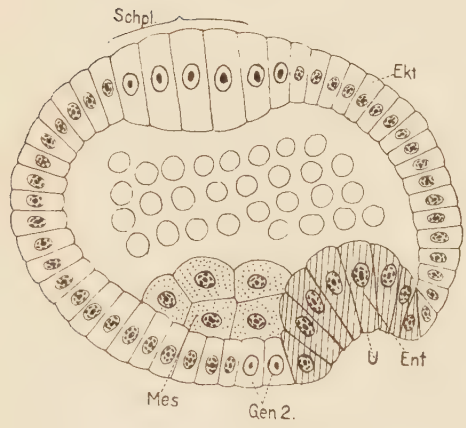



Fig. S.

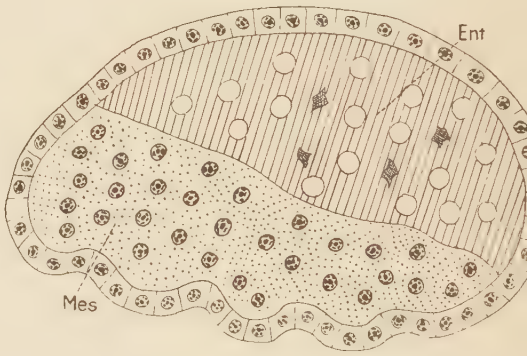



Fig. U.

Fig. R. Gastrulation von *Polyphemus* nach KÜHN (1912). Sagittalschnitt, etwas schematisiert. *Ekt* Ectoderm. *Ent* Entoderm. *GenZ* Genitalzellen. *Mes* Mesoderm. *Schpl* Scheitelplatte. *U* Urmund.

Fig. S. Gastrulation von *Moina* nach GROBBEN (1879). Sagittalschnitt, etwas schematisiert. Bezeichnungen wie in Fig. R.

Fig. T. Embryonalstadium von *Lepas* nach BIGELOW (1902) Sagittalschnitt, schematisch. Versenkung der Entodermzelle ins Innere durch Epibolie. *Ekt* Ectoblast. *Ent* Entoblast (Entodermzelle). *RK* Richtungskörper.

Fig. U. Späteres Embryonalstadium von *Lepas* nach BIGELOW (1902), schematisch. Bezeichnungen wie in Fig. T.

steht ein weites Blastocoel, alle Zellen enthalten gleichartiges Plasma. Bei *Moina*, die sich superficiell furcht, gelangt der Dotter ins

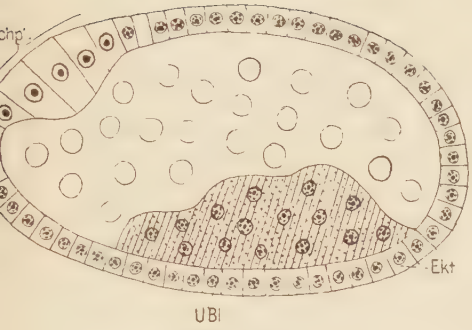



Fig. V.

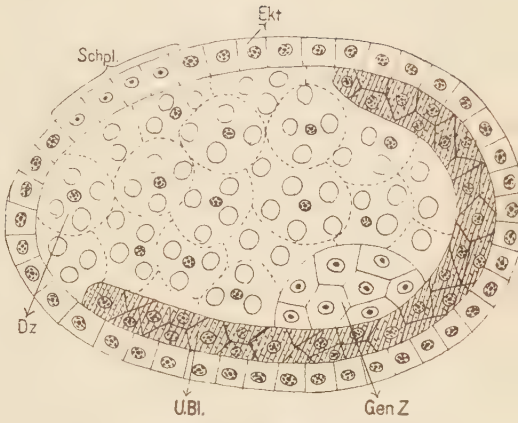



Fig. W.

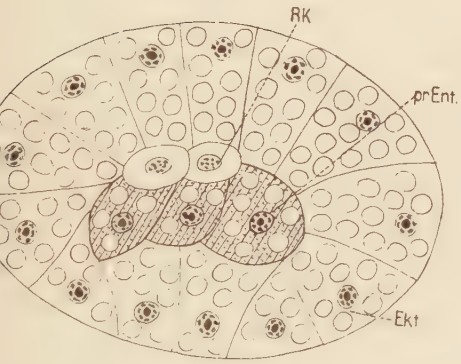



Fig. X.

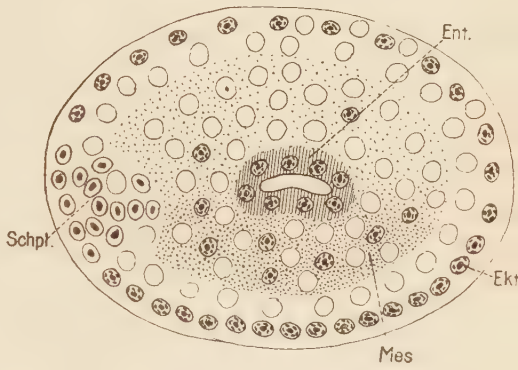



Fig. Y.

Fig. V. Sagittalschnitt durch einen Embryo von *Daphnella*-Sommerei nach der Gastrulation. Schematisch nach Samassa (1894). *Ekt* Ectoderm. *Schpl* Scheitelplatte. *UBl* Unteres Blatt.

Fig. W. Schema eines Embryos von *Daphnia*-Winterei nach Vollmer (1912). *Dz* Dotterzellen. *Ekt* Ectoderm. *GenZ* Genitalzellen. *UBl* Unteres Blatt.

Fig. X. Schematischer Sagittalschnitt durch einen Embryo von *Cypris* nach der Bildung des primären Entoderms. *Ekt* Ectoderm. *Ent* Entoderm. *Mes* Mesoderm. *prEnt* primäres Entoderm. *RK* Richtungskörper.

Fig. Y. Schematischer Sagittalschnitt durch ein späteres Embryonalstadium von *Cypris*. *Ekt* Ectoderm. *Ent* Entoderm (Mitteldarmbläschen). *Mes* Mesoderm. *Schpl* Scheitelplatte.

Blastocöl und wird hier im Laufe der weiteren Entwicklung verbraucht, während die Blastodermzellen dotterfrei sind. Bei *Polyphemus* früher, bei *Moina* später erfolgt die Verlagerung der Entoderm-, Mesoderm- und Urkeimzellen aus der Blastulawand in die Furchungshöhle.

Dem 2. Typus folgt *Lepas* (Bigelow 1902) (Textfig. T u. U). Die Furchung ist total, inäqual und ebenfalls ausgesprochen determinativ. Die Gastrulation vollzieht sich durch Epibolie, indem eine große dotterreiche Entodermzelle („Yolk-Entoblast") von den übrigen dotterarmen Blastodermzellen, der Micromerenkappe, die sich in schneller Folge teilen, während sie selbst lange Zeit in Ruhe bleibt, vom animalen Pol her allmählich überwachsen wird. Nachdem dies geschehen, erfolgt am ventralen Pol die Einwanderung der Mesodermelemente. Diese vermehren sich an der ventralen Seite des Keimes, während das dotterreiche Entoderm den dorsalen Raum einnimmt (Textfig. U).

Der 3. Typus scheint bei Entomostraken der am meisten vertretene zu sein. Hier wird der Dotter aus den einzelnen Furchungszellen ausgestoßen und in einer zentralen Masse vereinigt, die vom Blastoderm umhüllt wird. Die Zellbezirke entstehen durch superfizielle Furchung. Dieses Verhalten finden wir nach Samassa (1893) u. a. ganz allgemein bei den Sommereiern der Daphniden. Hierauf bildet sich ausgehend von einem sehr vielzelligen Blastoderm das untere Blatt (Textfig. V) in Gestalt einer vielzelligen Einwucherung vom ventralen Eipol aus. Die eingewanderte Zellenmasse breitet sich unter dem Ectoderm nur an der ventralen Seite des Keimes aus. Die einheitliche ungefurchte Dottermasse nimmt den Hauptraum im Innern dorsal ein. Aus dem unteren Blatt differenzieren sich dann Entoderm, Mesoderm und Urkeimzellen. Nach Fertigstellung des unteren Blattes entstehen aus seinen seitlichen Flügeln Dotterzellen, die in das Eiinnere einwandern, um das Deutoplasma zu verarbeiten.

Als 4. Typus möchte ich das von Vollmer (1912) für die Wintereier der Daphniden beschriebene Verhalten aufstellen. Hier haben wir im Gegensatz zu den Sommereiern eine totale Furchung (Textfig. W). Es erfolgt die Bildung von zentralen Dotterzellen durch multipolare Delamination der Furchungszellen. Das zunächst noch stark dotterhaltige Blastoderm nimmt mehr und mehr Epithelcharakter an. Vor Erreichung des Dauerstadiums erfolgt an der Ventralseite die Einwanderung der Urkeimzellen. Nach der Ruhezeit bildet sich durch polare Immigration an der Ventralseite das untere Blatt, aus dem später Entoderm und Mesoderm hervorgehen, während der dorsal liegenden Masse der Dotterzellen die Bearbeitung des Dottermaterials zufällt. Sie gehen später mit im mesodermalen Gewebe auf.

Der 5. Typus findet sich bei *Cypris incongruens* (Textfig. X u. Y). Eine totale adäquale Furchung verteilt das reichliche Dottermaterial gleichmäßig auf die einzelnen Blastomeren. Das Ectoderm enthält ebensoviel Dotter wie die am negativen Pole ins Blastocoel abgegebenen Entodermzellen. Nach der Gastrulation findet eine weitgehende Vermehrung des Ectoderms und des primären Entoderms statt, wobei die Zellgrenzen lange Zeit erhalten bleiben und das Deutoplasma immer weiter aufgeteilt wird. Schließlich kommt es hier aber doch noch sekundär zur Bildung eines „ventralen Keimstreifs" wie bei den dotterreichen Cladocereneiern: die Zellgrenzen im primären Entoderm verschwinden, die Kerne häufen sich an der Ventralseite an. Von diesem in erster Linie organbildenden Abschnitt des Embryos können wir einen mehr inaktiven dotterreichen dorsalen Anteil unterscheiden, der von einer einschichtigen Blastodermhülle umgeben ist, ähnlich wie dies bei den dotterreichen Cladoceren der Fall ist (vgl. Textfig. Y mit V). Eine eigentliche Sonderung von Proto- und Deutoplasma wird indes nicht erreicht. Nur wird in dem organbildenden ventralen Bezirk infolge erhöhter Teilungstätigkeit der Dotter früher aufgelöst und verbraucht. Die schließliche Verarbeitung des Dottermaterials geschieht von allen Zellelementen, sowohl vom Ectoderm wie vom Entoderm.

Gibt es nun eine Möglichkeit, diese 5 verschiedenen Typen in Beziehung zueinander zu setzen? Wenn wir den Typus *Polyphemus* für den ursprünglichsten halten und als Ausgangspunkt nehmen, so ist Typus 2 (*Lepas*) derjenige, der sich in einer Richtung am weitesten davon entfernt. Aus der adäqualen Furchung ist eine sehr inäquale Furchung geworden, wobei das gesamte Deutoplasma nur einer einzige Zelle, die aber der Urentodermzelle von *Polyphemus* durchaus homolog ist, zugeteilt wird. Mit ihr gelangt die ganze Dottermasse ins Innere des Keimes und wird hier schließlich im Innern der Entodermzellen verarbeitet. In einer anderen Richtung führt von *Polyphemus* aus schon die Entwicklung von *Moina*. Hier scheidet sich früh nach anfänglich superfizieller Furchung das Protoplasma, das in die Furchungszellen eingeht, völlig von dem Dottermaterial, das ins Blastocöl gelangt, wo es dann verflüssigt und resorbiert wird. *Moina* leitet leicht zum Typus 3 hinüber: bei den meisten Daphniden sind die Sommereier so dotterreich, daß eine Furchungshöhle überhaupt nicht mehr entsteht. Der Dotter wird in einer mächtigen zentralen Masse vereinigt, die von einem im Gegensatz zu *Polyphemus*

und *Moina* vielzelligen Blastoderm umhüllt wird. Mit der Zunahme des Dotters haben die Eier dieses Typus die determinative Entwicklung verloren, sei es daß die Zellen zu ihrem späteren Schicksal erst später bestimmt werden oder daß in der großen Zahl von gleichartig oder sehr ähnlich sich verhaltenden Blastodermzellen die festen Zellfolgen, die von der 1. Furchungsteilung bis zu den Urorganen führen, sich für unser Auge verlieren. Jedenfalls ist die Entodermbildung in viel spätere Stadien verschoben worden, als sie bei *Moina* noch stattfindet, und hat den Charakter einer Einsenkung von wenigen Zellen von bestimmtem Teilungsschritt verloren. Die Aufschließung des Dotters durch ihn durchsetzende Zellen (Dotterzellen) erfolgt erst spät von den Rändern des unteren Blattes (primären Entoderms) aus.

Die Dauereier (Typus 4) haben sich im Gegensatz zu den parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern in manchen Beziehungen ursprünglichere Verhältnisse bewahrt. Trotz ihres hohen Dotterreichtums ist ihre Furchung total geblieben. Zur Bildung von Dotterzellen wurde aber ein ganz neuer Weg eingeschlagen: in den pyramidenförmigen Furchungszellen treten radiale Spindeln auf; durch multipolare Delamination werden Zellen nach dem Innern zu abgeschnürt, so daß eine zentrale Masse von Dotterzellen entsteht. Die oberflächliche Zellenschicht, in der mit der rascheren Zellvermehrung der Dotterverbrauch schnell fortschreitet, verhält sich ganz ähnlich wie das Blastoderm der Sommereier. Nur die frühzeitige selbständige Einsenkung der Urkeimzellen stellt einen wesentlichen Unterschied dar. Dieser Umstand sowie die totale Furchungsweise lassen es Vollmer als möglich erscheinen, daß sich einst Beziehungen zwischen Dauereiern und den determiniert sich entwickelnden Subitaneiern des Typus 1 ergeben werden.

In der totalen Furchung und der gleichmäßigen Ausrüstung aller Zellen mit Protoplasma und Deutoplasma schließt sich auch *Cypris* wiederum an *Polyphemus* an. Nachträglich biegt jedoch *Cypris* im Verhalten seines Entoderms noch in den Entwicklungstypus von *Daphnia* ein, indem ein dorsaler kernarmer Dotterbezirk geschaffen wird, dessen wenige Kerne und Plasmainseln eine ähnliche Bedeutung wie die Dotterzellen von *Daphnia* (Wintereier und Sommereier) haben dürften. Hier wie dort entfalten sich dann sekundäres Entoderm und Mesodermflügel an der Ventralseite des Keimes. Zu einer völligen Zentralisierung des Dottermaterials außerhalb der Keimblätterzellen wie bei den Sommereiern von *Daphnia* kommt es aber nicht, da alle

Zellen schließlich doch Dottermaterial verarbeiten, wie dies auch bei den Wintereiern von *Daphnia* der Fall ist.

Von besonderem Interesse ist es, daß die Zellen, denen ausschließlich (Typus 2, 3) oder vorwiegend (Typus 4, 5) die Verarbeitung der Reservesubstanz zugewiesen wird, nicht homolog sind. Bei *Lepas* ist es das Entoderm; bei den übrigen sind es „Dotterzellen", die sich auf verschiedene Weise vom primären Entoderm oder sehr früh vom ganzen Blastoderm trennen. Wir können nur mit Vollmer annehmen, daß ebenso wie der Dotterreichtum „die beiden Arten von Dotterzellen Bildungen ‚sui generis' sind, die unabhängig voneinander erworben wurden" (1912, p. 684).

Viele grundsätzliche Abweichungen der verschiedenen Formen von dem *Polyphemus*-Typus finden also übereinstimmend darin ihre Erklärung, daß es sich in allen anderen Fällen um Eier handelt, die einen mehr oder minder großen Reichtum an Reservesubstanzen besitzen und in verschiedener Weise mit diesem Material fertig zu werden suchen, während das Ei von *Polyphemus* relativ dotterarm ist. Hier ist der Furchungsprozeß bei seinem Fortschreiten naturgemäß am wenigsten gehemmt. Auch bei *Lepas* wird die Determination der Keimesbezirke nicht verhüllt oder unterdrückt, da die Dotterlast früh einer einzelnen Zelle überliefert wird, während bei den *Daphnia*- und *Cypris*-Typen alle Furchungsbezirke daran gleichen Anteil erhalten.

Freiburg i. Br., Dezember 1912.

## Literaturverzeichnis.


1. AMMA, K., 1911, Über die Differenzierung der Keimbahnzellen bei Copepoden, in: Arch. Zellforsch., Vol. 6.
2. BIGELOW, M. A., 1902, The early development of Lepas. A study of cell-lineage and germ-layers, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 40.
3. BRAUER, AUG., 1892, Über das Ei von Branchipus grubei von der Bildung bis zur Ablage, in: Abh. Akad. Wiss. Berlin.
4. BUCHNER, P., 1910, Das Schicksal des Keimplasmas der Sagitten in Reifung, Befruchtung, Keimbahn, Ovogenese und Spermatogenese, in: Festschr. R. HERTWIG, Vol. 1.
5. FRIES, W., 1909, Die Entwicklung der Chromosomen im Ei vom Branchipus grubei und der parthenogenetischen Generation von Artemia, in: Arch. Zellforsch., Vol. 4.
6. GROBBEN, C., 1872, Die Entwicklungsgeschichte der Moina rectirostris, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 2.
7. HAECKER, V., 1894, Die Entwicklung der Wintereier, in: Ber. naturf. Ges. Freiburg, Vol. 8.
8. —, 1897, Die Keimbahn von Cyclops, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 49.
9. KÜHN, A., 1908, Die Entwicklung der Keimzellen in den parthenogenetischen Generationen der Cladoceren, Daphnia pulex DE GEER, in: Arch. Zellforsch., Vol. 1.
10. —, 1911, Über determinierte Entwicklung der Cladoceren, in: Zool. Anz., Vol. 38.
11. —, 1912, Die Sonderung der Keimesbezirke in der Entwicklung der Sommereier von Polyphemus DE GEER, in: Zool. Jahrb., Vol. 35, Anat.

12. Korschelt, E. u. K. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklung der wirbellosen Tiere. Allgemeiner Teil, Heft 3, Jena 1909.

13. Mac Farland, M., 1897, Celluläre Studien an Molluskeneiern, in: Zool. Jahrb., Vol. 10, Anat.

14. Petrunkewitsch, A., 1902, Die Reifung der parthenogenetischen Eier von Artemia salina, in: Anat. Anz., Vol. 21.

15. Samassa, P., 1893, Die Keimblätterbildung bei den Cladoceren. I. Moina rectirostris, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 41.

16. —, 1897, Die Furchung der Wintereier der Cladoceren, in: Zool. Anz., Vol. 20.

17. Samter, M., 1900, Studien zur Entwicklungsgeschichte der Leptodora hyalina, in: Z. wiss. Zool., Vol. 68.

18. Schleip, W., 1908, Vergleichende Untersuchung der Eireifung bei parthenogenetischen und bei geschlechtlich sich fortpflanzenden Ostracoden, in: Arch. Zellforsch., Vol. 2.

19. Vollmer, C., 1912, Über die Entwicklung der Dauereier der Cladoceren, in: Biol. Ctrbl., Vol. 32.

20. —, 1912, Zur Entwicklung der Cladoceren aus dem Dauerei, in: Z. wiss. Zool., Vol. 102.

21. Woltereck, R., 1898, Zur Bildung und Entwicklung des Ostracodeneies, ibid., Vol. 64.

## Erklärung der Abbildungen.

Bemerkung: Alle Zeichnungen sind mit dem kleinen ZEISS'schen Zeichenapparat auf Objekttischhöhe gezeichnet mit homog. Im. $^1/_{12}$, Ok. 0, Tubuslänge 170 mm, Fig. 58—60 mit Apochr. 1,5, Komp.-Ok. 4, Tubuslänge 150 mm, Fig. 17, 18 und 57 wurden gezeichnet mit Apochr. 1,5, Komp.-Ok. 6, Tubuslänge 160 mm, Fig. 3—7 und Fig. 19, Fig. 55 und Fig. 61—68 wurden mit Apochr. 1,5, Komp.-Ok. 8, Tubuslänge 160 mm gezeichnet.

Die animale Brechungsfurche wurde schematisch durch —··—··—, die vegetative durch —·—·— bezeichnet.

In Fig. 28—36 und 39 wurden die 4 Quadranten durch verschiedene Färbung der Kerne unterschieden:

Quadrant *A* = weiß,
„ *B* = hellbraun,
„ *C* = karmin,
„ *D* = hellblau.

Der animale Pol liegt stets dem oberen Tafelrand zugekehrt.

*Bst* paarige Stränge des Bauchmarks
*D* Mitteldarmbläschen
*Ekt* Ectoderm
*pr. Ent* primäres Entoderm
*Mes* Mesoderm (Mesenchym)
*O* Ösophagus
*Schpl* Scheitelplatte

### I. Eireifung.

#### Tafel 1.

Fig. 1, sagittal. Frisch abgelegtes Ei. Kernmembran noch vorhanden. Kern im Zentrum des Eies.

Fig. 2, sagittal. Kernmembran im Verschwinden. Zerfall des Nucleolus. Umgestaltung der Chromosomen. Viele kleine Plasmainseln im Eiraum.

Fig. 3. Eikern mit Nucleolus und 12 Chromosomen.

Fig. 4. Amöboide Gestalt des Eikernes. Auflockerung der randständigen Chromosomen und des Nucleolus, der bereits in 2 Nucleolen zerfallen ist.

Fig. 5. Weiterer Zerfall des vacuolisierten Nucleolus. Die Chromosomen werden zu dünnen fadenähnlichen Schleifen, die nur schwach gefärbt sind.

Fig. 6. Kondensation des Chromatins zu stark färbbaren Strängen mit rauher zackiger Oberfläche. Neben dem Hauptnucleolus viele Nebennucleolen als schwach färbbare vacuolisierte Tröpfchen.

Fig. 7. Nucleolus völlig aufgelöst. Durch Spaltung 24 kugelförmige Chromosomen gebildet.

Fig. 8, frontal. Abschnürung von 2 Plasmainseln. Der amöboide Eikern hat sich bereits von einer Plasmainsel losgetrennt und ist im Begriff sich von einer zweiten loszuschnüren. Chromosomen wieder scharf sichtbar, stäbchen- oder kugelförmig. Untere Plasmainsel aus einem anderen Schnitt projiziert.

Fig. 9, quer. Der Eikern wandert an die Oberfläche. Kuglige Chromosomen. Die beiden Plasmainseln stammen aus einem oberen Schnitt.

Fig. 10, Querschnitt, sagittal gedreht. Radiärstellung der Richtungsspindel. Die obere Plasmainsel aus einem oberen Schnitt projiziert.

Fig. 11, frontal. Polplattenformation. Untere Plasmainsel aus einem oberen Schnitt projiziert.

Fig. 12, sagittal. Bildung der Richtungszelle.

Fig. 13, quer. Auseinanderrücken der Tochterkerne. Chromatin noch sichtbar.

Fig. 14, sagittal. Eikern wandert ins Innere. Eikern und Richtungskern blasig, keine Chromosomen sichtbar. Aus den Plasmainseln haben sich Sphären entwickelt. Astrosphären aus oberem und unterem Schnitt projiziert.

Fig. 15, sagittal. Eikern zwischen den Sphären, sein Weg ist noch durch den Spindelrest erkenntlich.

## Tafel 2.

Fig. 16, Sagittalschnitt, quer gedreht. 1. Furchungsspindel. Der blasige Furchungskern ist in die Länge gestreckt.

Fig. 17. Eikern amöboid. Er besteht aus dichtem Körnchenplasma. Chromosomen nur undeutlich sichtbar. Das ursprünglich wabige Gerüstwerk des Plasmas, das das Eiinnere durchzieht, ist an einigen Stellen zu dichteren Plasmainselchen zusammengeflossen.

Fig. 18. Richtungsspindel in Metaphase. Die Eioberfläche ist von einem dünnen Keimhautblastem überzogen. Das Eiinnere ist von einem dichten wabigen Gerüstwerk von Hyaloplasma durchsetzt, in das viele stark färbbare Granula (Plasmamicrosomen) eingelagert sind. In die Zwischenräume des Maschenwerkes sind die ellipsoiden Dotterschollen eingebettet. Die beiden Plasmainseln und die Richtungsspindel sind in dem Gerüstwerk aufgehängt. Die Spindel selbst besteht aus hyalinem Plasma und ist an der Oberfläche von Körnchenplasma überzogen.

Fig. 19. Äquatorialplatte mit 12 Chromosomen, entnommen einer Spindel aus dem Übergang vom 4- zum 8-Zellenstadium.

## II. Embryonalentwicklung.

### 1. Furchung.

#### Erster Teilungsschritt (1—2-Zellenstadium).

Fig. 20, Querschnitt, sagittal gedreht. 1. Furchungsspindel in Prophase, aus 3 Schnitten kombiniert.

Fig. 21, sagittal. 1. Furchungsspindel in Anaphase. Ein Centriol, von Vacuolen umgeben, in der oberen Sphäre sichtbar. Richtungskörper aus höherem Schnitt projiziert.

Fig. 22, sagittal. 1. Furchungsspindel in Telophase. Rekonstruktion der noch durch Spindelrest verbundenen Tochterkerne. 2 adäquale Blastomeren. Richtungskörper aus höherem Schnitt projiziert.

Fig. 23, sagittal. 2-Zellenstadium. Ruhekerne noch durch Spindelreste verbunden. Kerne blasig. Chromosomen im Verschwinden. Das Plasma hat sich in 2 Sphären an den Polen der Kerne auseinandergezogen.

#### Zweiter Teilungsschritt (2—4-Zellenstadium).

Fig. 24, sagittal. 2—4-Zellenstadium. In beiden Blastomeren 2 gegeneinander geneigte Spindeln in parallelen Ebenen. Läotrope Spindelstellung. Geringe Phasendifferenz. Spindel *AB* in Prophase, *CD* in Metaphase. Kombiniert aus 2 Schnitten.

Fig. 25, Frontalschnitt, etwas sagittal geneigt, Aufsicht vom animalen Pol, 2—4-Zellenstadium. Läotrope Spindelstellung. *AB* in Prophase, *CD* im Stadium der Äquatorialplatte. Bei der *CD*-Spindel ist die untere Sphäre fortgelassen.

Fig. 26 I, II, Sagittalschnitt, quer geneigt. 2—4-Zellenstadium. *AB* in Anaphase, *CD* in Telophase. In den Sphären hellere Vacuolen mit centriolenartigen Körperchen (Zerfall des Centriols)? 3 Blastomeren.

#### Tafel 3.

Fig. 27 I, II, längs. 4-Zellenstadium. Schnitt II spiegelbildlich zu I. Es sind bereits 4 Blastomeren entstanden. Die Kerne sind noch durch Spindelreste verbunden. Die Spindeln haben sich gegenüber dem vorigen Stadium in der Pfeilrichtung gedreht, sodaß Spindeln und Furche I gegen früher um mehr als $45^0$ in der Richtung des Uhrzeigers, vom animalen Pol gesehen, gedreht erscheinen. Am animalen Pol (durch 2 Richtungskörper gekennzeichnet) und am vegetativen Pol bilden sich Brechungsfurchen aus.

#### Dritter Teilungsschritt (4—8-Zellenstadium).

Fig. 28 I, II, frontal geneigte Querschnitte. 4—8-Zellenstadium. *A* und *B* in Prophase, *CD* in Metaphase. Animale und vegetative Brechungs-

furche senkrecht zueinander. Mittlerer Schnitt, der die obere Sphäre von *A* enthält, fortgelassen.

Fig. 29 I, II, sagittal. 4—8-Zellenstadium. 4 Spindeln in meridionaler Stellung. *A* und *B* in Metaphase, *C* und *D* in Anaphase. *A* und *C* konvergieren, *B* und *D* divergieren gegen den animalen Pol.

Fig. 30 I, II, III, sagittal gedrehte Querschnitte. 8-Zellenstadium. Auftreten von seitlichen Brechungsfurchen. Vom animalen Pol gesehen liegt die Zellgrenze in *C* höher als in *B*, in *A* höher als in *D*.

### Vierter Teilungsschritt (8—16-Zellenstadium).

Fig. 31 I, II, III, sagittal gedrehte Querschnitte. Ansicht von *CD* aus. 8—16-Zellenstadium. 4 Kerne in Ruhe in den Quadranten *A* und *B*. In *D* Prophase, in *C* Metaphase. Spindelstellung latitudinal. Richtungskörper an der Oberfläche.

Fig. 32 I, II, III, sagittal gedrehte Horizontalschnitte. 8—16-Zellenstadium. *A* und *B* in Prophase. *C* und *D* in Metaphase.

### Tafel 4.

Fig. 33 I, II, quer geneigte Horizontalschnitte. 8—16-Zellenstadium. Im Quadranten *C* und *D* bereits je 4 Zellen. In den beiden anderen Quadranten $b^{III}$ und $B^{III}$ in Metaphase. $c^{III}$ und $C^{III}$ in Telophase. Spindelstellung latitudinal. Vegetative und animale Furche durch Verschiebung der Blastomeren gebrochen. Die Richtungskörper im Innern der Furchungshöhle.

Fig. 34 I, II, III, sagittal gedrehte Querschnitte. 16-Zellenstadium. 16 Ruhekerne mit Nucleolen. Richtungskörper noch an der Oberfläche zwischen *C* und *D*. Große Furchungshöhle.

### Fünfter Teilungsschritt (16—32-Zellenstadium).

Fig. 35 I, II, horizontal. Ansicht auf den animalen Pol. 16—32-Zellenstadium. Die Quadranten *A* und *B* haben 4 Kerne in Ruhe. Im Quadranten *C* finden wir 3 Spindeln in Metaphase, eine $C^{IV1}$ in später Prophase. Im *D*-Quadranten sind die beiden dem animalen Pol zunächst gelegenen Spindeln in Metaphase, die beiden anderen in früher ($D^{IV2}$) und später ($D^{IV1}$) Prophase. Die animale und vegetative Furche sind mehrfach gebrochen. Die Richtungskörper liegen noch an der Oberfläche. Die Blastomeren haben die Gestalt von unregelmäßigen Fünfecken.

Fig. 36 I, II, III, quer. Ansicht vom *C*-Quadranten aus. 16- bis 32-Zellenstadium. Im *C*-Quadranten finden wir 3 Spindeln in Telophase, 1 in Anaphase. Es ist dies eine tripolare Spindel ($C^{IV2}$). Im *D*-Quadranten finden wir 1 Telophase $D^{IV1}$), 3 späte Anaphasen (Dyasterstadium). Die Kerne im *A*- und *B*-Quadranten sind noch in Ruhe. Die Richtungskörper liegen an der Oberfläche, an der Grenze von *C* und *A*, oberhalb *B*.

Fig. 37, quer. 32-Zellenstadium, kurz nach Beendigung des vorangegangenen Teilungsschrittes. Die Kerne sind noch nicht in den Ruhe-

zustand übergegangen. Einzelne Plasmastränge noch sichtbar. Die beiden Richtungskörper im Begriff in die Blastulahöhle einzuwandern. Der eine von ihnen in mitotischer Teilung.

Fig. 38, sagittal. 32-Zellenstadium. Kerne in Ruhe. Im Innern der Blastulahöhle die beiden Richtungskörper.

### Sechster Teilungsschritt (32—64-Zellenstadium).

Fig. 39 I, II, frontal. 32—64-Zellenstadium. Die vom animalen Pol ausgehende Teilungswelle hat sich schon weit ausgebreitet. Am animalen Pol sind die Spindeln in Telophase. Die Teilung hat sich mit verschiedener Geschwindigkeit über die einzelnen Quadranten ausgebreitet. Am wenigsten vorgerückt in der Teilung ist der Quadrant *C*, dann *D*, *A*, *B*. Ein Richtungskörper zwischen *C*, *B* und *D* an der Oberfläche, der andere in der Furchungshöhle. Die animale Furche ist stark verschoben. Spindelstellung in *A* und *B* mehr meridional, in *C* und *D* mehr latitudinal.

Fig. 40, quer. 32—64-Zellenstadium. Die Teilungswelle ist bereits am vegetativen Pol angelangt. Am animalen Pol haben wir schon überall die Kerne des 64-Zellenstadiums. Ein Richtungskörper in Telophase, der andere auf einem anderen Schnitt.

Fig. 41, Oberflächenansicht. 64-Zellenstadium. Kerne in Ruhe. Die Blastomeren haben die Gestalt von unregelmäßigen Sechsecken.

### Tafel 5.

Fig. 42, sagittal. 64-Zellenstadium. Scharf färbbare Chromatinbrocken liegen der Kernwand an. Der Nucleolus mit Eosin gefärbt. Einer der beiden Richtungskörper in der Blastulahöhle sichtbar.

### Siebenter Teilungsschritt (64—128-Zellenstadium).

Fig. 43, quer. 64—128-Zellenstadium. Beginn der Teilungswelle am animalen Pol. Die anderen Kerne noch in Ruhe. Die in Mitose befindlichen Zellen verkürzen sich und kugeln sich ab. 2 Richtungskörper in der Blastulahöhle.

Fig. 44 I, II, III, IV, etwas quer gedrehte Sagittalschnitte. 64- bis 128-Zellenstadium. Höhepunkt der Teilung. Am animalen Pol bereits Kerne des 128-Zellenstadiums. Die Teilungswelle hat sich vom animalen Pol aus mit ungleicher Geschwindigkeit ausgebreitet, mit der größten über den Quadranten *C* hin, mit allmählich abnehmender über *D*, *A*, *B*. Am vegetativen Pol finden wir noch eine Kappe von Ruhekernen des Stadiums 64. Die Zellkörper sind in die Länge gestreckt. Die Zellgrenzen verlieren sich nach dem Innern zu. Der Weg der Teilungswelle ist erkennbar durch Verkürzung der Zellen, die sich in Mitose befinden. 2 Richtungskörper in der Blastulahöhle. Nicht alle Kerne eingezeichnet der Deutlichkeit wegen.

Fig. 45 I, II, frontal. 64—128-Zellenstadium. Blick auf den vegetativen Pol. Die Teilungswelle hat auch die Zellen am vegetativen Pol ergriffen.

Wir finden dort 2 Telophasen, 3 Metaphasen, 5 Spiremstadien. Weiter nach dem animalen Pol zu finden wir bereits Ruhekerne des 128-Zellenstadiums. Die Zellgrenzen verlieren sich nach dem Innern zu. Wir haben 4 Richtungskörper, die im Zerfall begriffen sind.

Fig. 46, sagittal. 128-Zellenstadium. Zellgrenzen werden nach innen zu undeutlich. 128 Ruhekerne. 2 Richtungskörper im Zentrum.

### 2. Gastrulation (Bildung des primären Entoderms).

Fig. 47, sagittal. Einwanderung des primären Entoderms. Zellgrenzen gehen bis zum Zentrum, wo ein Richtungskörper liegt. 1 Spindel radial nach innen gestellt, 2 Spiremstadien.

Fig. 48, quer. Einwanderung des primären Entoderms. 2 Spindeln radial nach innen gestellt. Ein Richtungskörper im Zentrum des Eies.

Fig. 49, sagittal aus einem Stadium von 134 Kernen. Alle Kerne in Ruhe. 2 Richtungskörper. 4 primäre Entodermzellen im Innern zu sehen.

### 3. Periode der Vermehrung des primären Entoderms.

Fig. 50, quer. Einschichtiges Ectoderm. Im Innern das primäre Entoderm und die Reste der zerfallenen Richtungskörper. Alle Kerne in Ruhe.

Fig. 51, quer. Vermehrung des primären Entoderms durch Mitosen. 1 Richtungskörper. Das Ectoderm in Ruhe.

Fig. 52, sagittal. Abschluß der Teilungen des primären Entoderms. Reste der zerfallenen Richtungskörper.

Fig. 53, quer. Einschichtiges Ectoderm. Bildung von primärem Entoderm und Ectoderm schon weit vorgeschritten.

## Tafel 6.

Fig. 54, sagittal. Wie vor. Der Richtungskörper bereits resorbiert.

Fig. 55, sagittal. 3 Ectoderm- und 2 Entodermzellen, Kerne in Ruhe. Nucleolus der Kernwand anliegend, Chromatinbrocken.

### 4. Sonderung der Organanlagen.

Fig. 56, sagittal. Im primären Entoderm werden die Zellgrenzen aufgelöst. Die Kerne sammeln sich mehr an der Ventralseite des Embryos an. Im ventralen Ectoderm haben sich die Kerne stärker vermehrt und lagern infolgedessen dichter nebeneinander. Die Zellgrenzen sind scharf ausgeprägt. Im dorsalen Bereich dagegen liegen die Ectodermkerne mit großen Zwischenräumen und beginnen ihre zentralen Zellgrenzen aufzulösen.

Fig. 57, sagittal. Ventraler Ausschnitt. Die Ectodermzellen erscheinen dunkler als der Innenraum des Eies, weil sie dicht mit Protoplasma gefüllt sind, während das Eiinnere nur von vereinzelten schwachen

Plasmasträngen durchzogen wird. Das ursprünglich dünne Keimhautblastem ist zu einer dicken Protoplasmaschicht geworden.

Fig. 58, sagittal. Anlage des Darmbläschens durch Kerne des primären Entoderms. Das Ectoderm ist noch einschichtig mit Ausnahme von 2 Stellen. Ventral gegenüber vom Darmbläschen bezeichnet eine Wucherung von Ectodermzellen die Stelle, wo der Ösophagus entstehen wird. Vorn sehen wir eine ectodermale Wucherung, die erste Anlage der Scheitelplatte. Reste von Zellgrenzen finden sich noch im dorsalen Ectoderm.

Fig. 59, sagittal. Die Ösophaguseinwucherung ist in Verbindung mit dem Mitteldarmbläschen getreten.

Fig. 60, sagittal. Ectoderm dorsal einschichtig, ventral mehrschichtig infolge starker Wucherungen. Wir unterscheiden Scheitelplatte, Bauchmark, Ösophaguseinstülpung. Von Entodermkernen ist das Mitteldarmbläschen gebildet. Im Innern vereinzelte Mesenchymzellen. Zellgrenzen des dorsalen Ectoderms fast im Verschwinden.

## III. Richtungskörper.

Fig. 61. 1—2-Zellenstadium. 1 Richtungskörper in Ruhe.

Fig. 62. 2—4-Zellenstadium. 1 amöboider Richtungskörper in Prophase. 24 kugelförmige Chromosomen, meist zu Doppelchromosomen vereinigt.

Fig. 63. 1—2-Zellenstadium. Vorbereitung zur Äquatorialplatte. 12 Chromosomen.

Fig. 64. 2—4-Zellenstadium. Anaphase. Jederseits mehr als 6 Chromosomen.

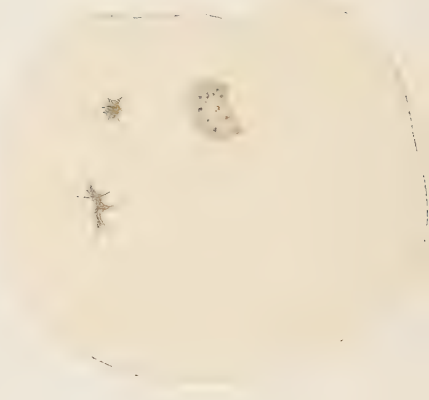
Fig. 65. 16—32-Zellenstadium. 1 Richtungskörper in Anaphase, jederseits mehr als 6 Chromosomen, der andere in Prophase (amöboid).

Fig. 66. 32-Zellenstadium. 4 Richtungskörper in Ruhe.

Fig. 67. 64—128-Zellenstadium. 4 Richtungskörper, 1 in Telophase, 1 in Metaphase, 2 in Ruhe.

Fig. 68. Während der Bildung des primären Entoderms. Zerfall des Richtungskörpers.

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.

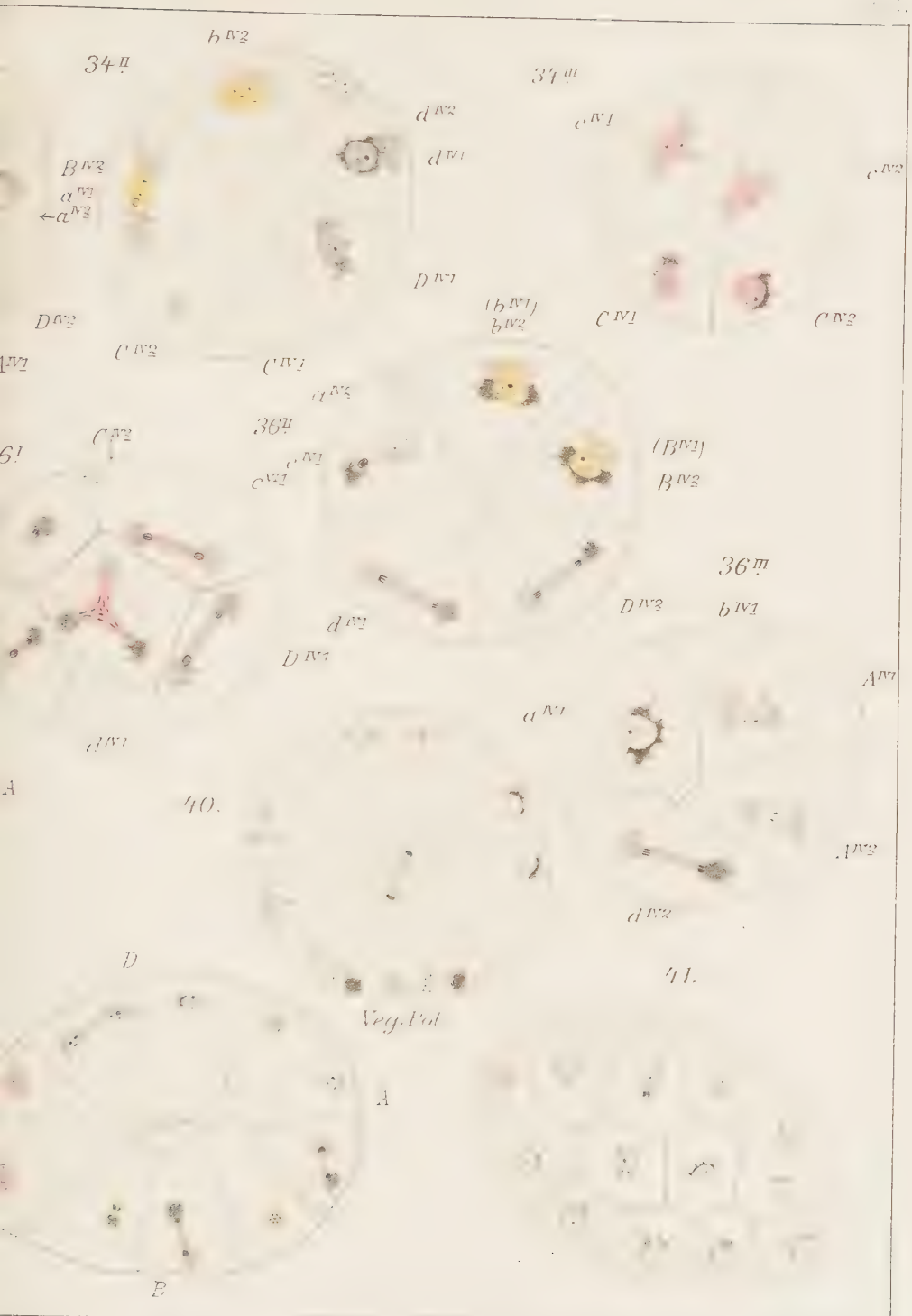


Verlag von

in Jena

Verlag von

Müller Calé del.




in Jena

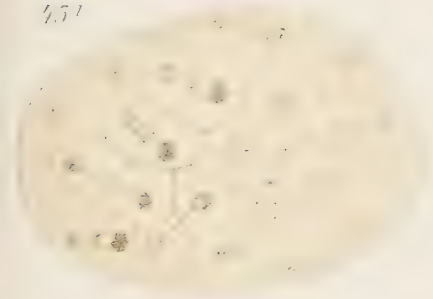
Lith Anst v E A Funke Leipzig

44.I

Ap Pol

44.II

45.I



Veg Pol

45.II

48.

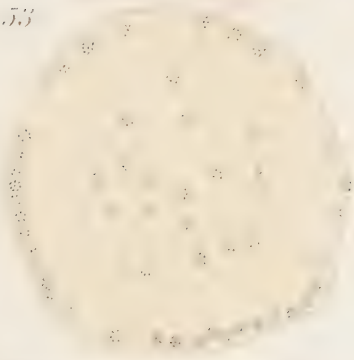
49.

Veg Pol

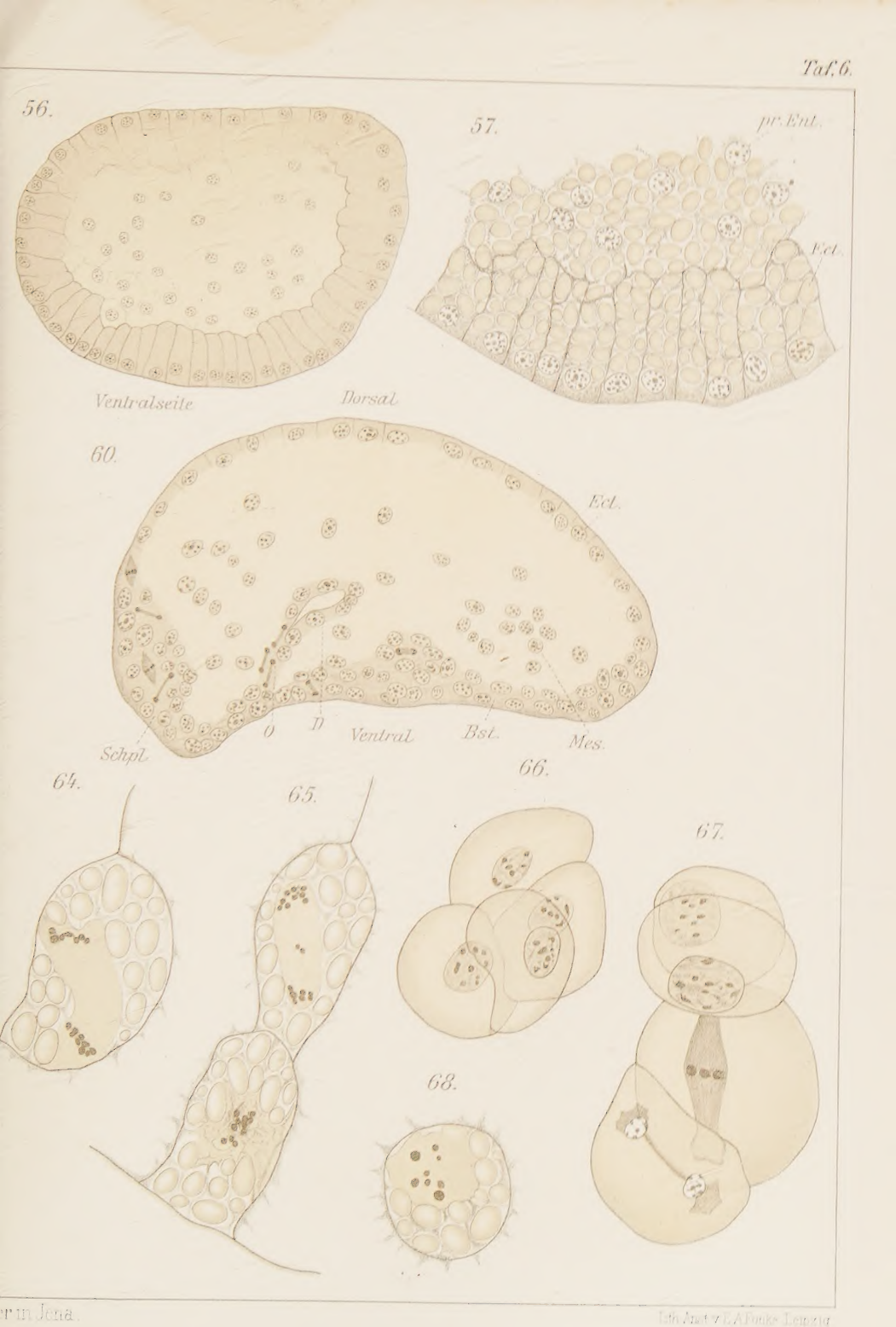
52.

Veg Pol

53.



61.
62
63


56.
Ventralseite
Dorsal
57.
pr. Ent.
Ect.
60.
Ect.
Schpl.
O
D
Ventral
Bst.
Mes.
64.
65.
66.
67.
68.

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.